

DIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE LOS

MAMÍFEROS NEOTROPICALES

GERARDO CEBALLOS Y JAVIER A. SIMONETTI, Editores



**DIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN
DE LOS MAMÍFEROS NEOTROPICALES**

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

DR. JUAN RAMÓN DE LA FUENTE
RECTOR

LIC. ENRIQUE DEL VAL BLANCO
SECRETARIO GENERAL

DR. RENÉ DRUCKER COLÍN
COORDINADOR DE LA INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA

DR. HÉCTOR T. ARITA WATANABE
DIRECTOR DEL INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO
Y USO DE LA BIODIVERSIDAD**

DR. VÍCTOR LICHTINGER WAISMAN
SECRETARIO TÉCNICO

DR. JOSÉ SARUKHÁN KERMEZ
COORDINADOR NACIONAL

DR. JORGE SOBERÓN MAINERO
SECRETARIO EJECUTIVO

FÍS. ANA LUISA GUZMÁN Y LÓPEZ FIGUEROA
DIRECTORA DE EVALUACIÓN DE PROYECTOS

DIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE LOS MAMÍFEROS NEOTROPICALES

Gerardo Ceballos y Javier A. Simonetti
Editores



CONABIO



INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

México
2002

Primera edición, 2002

D.R. © COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD

Liga periférico-Insurgentes sur 4903; Col. Parques del Pedregal; Tlalpan, 14510, México, D.F., MÉXICO.

ISBN 970-9000-18-7

Impreso en México

Portada: Mono ardilla (*Saimiri sciureus*) en la amazonía colombiana (foto: Patricio Robles Gil, Sierra Madre). Diseño: Patricio Robles Gil, Juan Carlos Burgoa y Álvaro Couttolenc, Sierra Madre.

ÍNDICE

Prólogo	
<i>Michael A. Mares</i>	7
Presentación	13
<i>Gerardo Ceballos y Javier A. Simonetti</i>	
Agradecimientos	19
Dedicatoria	21
Mamíferos de Argentina	23
<i>Ricardo A. Ojeda, Carlos E. Borghi y Virgilio G. Roig</i>	
Mamíferos de Bolivia	65
<i>Jorge Salazar Bravo, Terry L. Yates y L. Marcelo Zalles</i>	
Mamíferos de Brasil	115
<i>Cleber J. R. Alho, Marcelo L. Reis y Patricia Seixas</i>	
Mamíferos de Chile	151
<i>Jorge E. Mella, Javier A. Simonetti, Angel E. Spotorno y Luis C. Contreras</i>	
Mamíferos de Colombia	185
<i>Michael Alberico y Vladimir Rojas-Díaz</i>	
Mamíferos de Costa Rica	227
<i>Don E. Wilson, Robert M. Timm y Federico A. Chinchilla</i>	
Mamíferos de Cuba	255
<i>Gilberto Silva Taboada</i>	

Mamíferos de Ecuador <i>Luis Albuja V.</i>	271
Mamíferos de Guyana <i>Mark D. Engstrom y Burton K. Lim</i>	329
Mamíferos de México <i>Gerardo Ceballos, Joaquín Arroyo-Cabral y Rodrigo A. Medellín</i>	377
Mamíferos de Panamá <i>Rafael Samudio, Jr.</i>	415
Mamíferos de Paraguay <i>Phillip Myers, Andrew Taber e Isabel Gamarra de Fox</i>	453
Mamíferos de Perú <i>Víctor Pacheco</i>	503
Mamíferos de Uruguay <i>Pablo Ortega Baes, Silvia Sübring y Gerardo Ceballos</i>	551
Mamíferos de Venezuela <i>Gerardo Ceballos, Pablo Ortega Baes, Silvia Sübring, Yolanda Domínguez y Heliot Zarza</i>	567

PRÓLOGO

Latinoamérica. En la mente de la mayoría de la gente, esta palabra corresponde a una región político-cultural donde la influencia histórica de España aún domina, donde el lenguaje es el español, donde el catolicismo es casi una religión estatal, donde los problemas sociales abundan y donde la inestabilidad política es común. En un sentido general la visión es correcta, pero sólo en un sentido muy limitado, como la palabra "verde" ayuda a describir algo tan complejo como una selva tropical lluviosa. En Surinam, por ejemplo, se hablan 15 lenguas diferentes y el idioma principal es el holandés. Brasil, una nación enorme, levemente menor a los Estados Unidos, tiene casi 200 idiomas; 170 millones de brasileños—más del 60% de la población de los Estados Unidos—hablan portugués. Claramente, es difícil generalizar acerca de una región tan compleja y multiestratificada como es Latinoamérica.

Para la mayoría de las personas que vivimos en los Estados Unidos de Norteamérica, Latinoamérica puede parecer una remota región, que tiene algún efecto económico limitado sobre nuestro país a través de la compra de nuestros productos o produciendo alimentos y bienes de consumo para nuestra utilidad. Otros pueden ver a Latinoamérica como un lugar desde donde millones de personas empobrecidas emigran cada año buscando una vida mejor en los Estados Unidos, donde se transforman en extranjeros ilegales y causan enormes problemas sociales. Las paredes levantadas entre los Estados Unidos y Latinoamérica reducen el flujo de gente hacia el norte, y en general las amnistías y otras acciones no han resuelto el tema.

Pocas personas son conscientes de que Latinoamérica se extiende dentro de los Estados Unidos, tanto que la corriente de inmigrantes ilegales nunca podrá ser detenida mientras exista un enorme grupo social desempleado y en desventaja al sur de nuestros límites territoriales. No sólo una gran parte de los Estados Unidos perteneció a España y posteriormente a México por cientos de años, sino la comunidad con tradiciones y lenguaje hispanos es un importante, a veces el principal, componente de la cultura en los estados desde California hasta Florida. Los hispanos son ahora la segunda minoría más grande en el país y los políticos nacionales han estado buscando su voto. Efectivamente, más personas hablan en español en los Estados Unidos que en Argentina. La geografía también estimula

una cercana asociación entre los Estados Unidos y Latinoamérica. La distancia desde Los Angeles a la Ciudad de México es solo el 60% de la distancia desde Los Angeles a Nueva York, y Miami está más cerca de Lima, Perú, que de Seattle. Han habido sugerencias de que Miami—una ciudad con numerosos vínculos con Latinoamérica y cuyo idioma frecuentemente parece ser el español—es la capital económica de Latinoamérica.

Así como Latinoamérica no puede ignorar el superpoder del Norte, tampoco los Estados Unidos pueden ignorar a Latinoamérica, sus numerosos problemas y sus riesgos. Estamos ligados a Latinoamérica por vínculos históricos, culturales, de idioma, económicos, e incluso genéticos, con 35 millones de ciudadanos estadounidenses con profundas raíces familiares en esa región. También estamos vinculados a través de la complejidad de la biosfera. Las aves y las mariposas de Norteamérica migran al sur en el otoño, pasando al menos la mitad de su vida en Latinoamérica. La selva tropical lluviosa produce oxígeno para el mundo entero. Muchos de nuestros remedios se producen a partir de plantas tropicales que crecen en las selvas de Latinoamérica. Pero las innumerables relaciones de organismos vivientes dentro de la compleja red de la vida no reconocen límites nacionales. Si la vida disminuye en algún lugar en Latinoamérica, nuestras vidas también se verán afectadas. Si las aves canoras se extinguen debido a la deforestación o a la contaminación de las tierras invernales de Latinoamérica, esto significa que nuestras selvas, parques y jardines se llenarán de silencio en la primavera. Si las plantas y animales, fuentes potenciales de medicinas, se extinguen antes de que podamos descifrar sus secretos, entonces también nosotros moriremos de enfermedades cuya cura se perdió junto a una especie desaparecida en los últimos remanentes de selva lluviosa, pastizales, desiertos o montañas.

Económicamente, los Estados Unidos es el vecino rico de Latinoamérica, pero biológicamente hablando, Latinoamérica es el vecino rico y los Estados Unidos el pariente pobre. Latinoamérica es el más grande banco de la diversidad biológica en el mundo. Hay más especies de mamíferos en México (522) que en todo el resto de Norteamérica (390). Venezuela tiene casi el doble de especies de aves (1,296) que todo Norteamérica excluyendo México (645). Sudamérica, cuyo territorio equivale a solo el 60% del de África, posee dos veces más mamíferos por área y tres veces más aves por área que el gran continente africano. Esta enorme diversidad biológica es el resultado de innumerables fuerzas y procesos interactuando; las principales razones que explican esa diversidad, sin embargo, pueden ser reducidas a cuatro: historia, tamaño, diversidad topográfica y posición geográfica.

Sudamérica, la cual contiene la gran mayoría de las tierras de Latinoamérica, fue alguna vez parte del supercontinente sur, Gondwana. Cuando se separó de

África y de la Antártica, se convirtió en una gran isla que fue el centro para las novedades evolutivas por más de 60 millones de años. Su historia geológica es muy dinámica, ya que con el tiempo se formaron las extensas cordilleras de los Andes y otras cadenas montañosas, los climas cambiaron por enormes lapsos y se desarrollaron numerosos biomas que se desplazaron a través de la superficie de la isla-continente. Estos procesos generaron el aislamiento de áreas geográficas, estableciéndose de esta manera zonas de especiación y diversificación. Esto llevó a la formación de nuevos grupos de organismos en diferentes partes de la región. La mayor selva tropical en el mundo yace en Latinoamérica, y la diversidad biológica resplandece a través de la región. Pero al mismo tiempo Sudamérica mantiene hábitats de alta montaña y desiertos de tierras bajas, con hábitats terrestres que se extienden desde el nivel del mar hasta los 7,000 metros de altura.

Aunque los países centroamericanos son pequeños, su elevada diversidad es legendaria, como lo es la diversidad de la gran nación que de hecho es el puente entre la diversidad del Norte y Sur de América: México. México se extiende desde los trópicos hasta las zonas templadas, y sus extensas cadenas montañosas proveen de una gran diversidad topográfica que alberga a una fauna y una flora excepcionalmente ricas entre sus numerosos macrohábitats. México es un país megadiverso; así América Latina está anclada en el Norte por una de las naciones excepcionalmente rica en términos biológicos y anclada en el sur por otro país, Argentina, que casi alcanza el estatus de megadiverso. Entre estos dos países yace lo que por mucho es la agrupación más rica de biodiversidad de la naturaleza en el mundo.

Norteamérica tiene una historia diferente. Fue parte del supercontinente norte, Laurasia, y su fauna evolucionó a través de una vasta banda de territorio en el Hemisferio Norte, una región que incluye las conexiones de tierra entre el Viejo y el Nuevo Mundo. Durante el Cenozoico estas tierras no estuvieron en contacto con Sudamérica. Sin embargo, el gran aislamiento que caracterizó al continente sudamericano, e influyó en la evolución de su notable fauna y flora, estuvo ausente la mayor parte del tiempo en el Nuevo Mundo debido a sus periódicas conexiones con el Viejo Mundo. Hoy en día hay muchas similitudes entre la fauna y la flora de Norteamérica y Eurasia, muchas más que entre Norte y Sur de América. Finalmente, la mayor parte de Norteamérica careció de hábitats tropicales extensivos durante el más importante período de evolución y diversificación de los mamíferos, por lo que nunca tuvo la elevada diversidad que caracteriza al Neotrópico.

Cerca del final del Cenozoico, cuando se formaron las cadenas de islas que forman Centroamérica y eventualmente unieron la brecha entre América del Norte y del Sur, sobrevino uno de los más extraordinarios intercambios de fauna en la historia de la vida. Mamíferos, aves y otros organismos exclusivos hasta entonces

de cada continente, se dispersaron a la otra masa continental; por ejemplo, 17 familias de mamíferos norteamericanos entraron a Sudamérica y 13 familias sudamericanas entraron a Norteamérica. Este Gran Intercambio Americano enriqueció la diversidad de organismos en ambos continentes, con formas del sur, tales como comadrejas, roedores caviomorfos y armadillos entrando a Norteamérica, y formas del norte, tales como camélidos, roedores miomorfos y carnívoros entrando a Sudamérica. La historia de cómo la fauna se desarrolló y mezcló es compleja y aún no se entiende completamente, pero una cosa es cierta: Norte y Sudamérica se combinaron para formar un nuevo supercontinente. Gracias a la inclusión de América Latina en el "nuevo" Hemisferio Oeste, el continente ahora contiene la mayor diversidad de riqueza genética almacenada en un incontable número de especies.

Hay quizás 1,500 especies de mamíferos en América Latina, representando 30% de los mamíferos del Planeta. Aún no conocemos el nombre de todas las especies que ocurren en cada país de Latinoamérica, y cada año nuevas especies—e incluso nuevos géneros—continúan descubriéndose. En ningún país en Latinoamérica se han muestreado biológicamente los mamíferos de manera completa. Por esta razón, para la mayoría de los países en la región, las publicaciones que describen los mamíferos se producen continuamente. En una escala más amplia, aún no existe un libro de los Mamíferos de Sudamérica o un libro de los Mamíferos de Latinoamérica que pueda competir con el de Mamíferos de Norteamérica de E. Raymond Hall. Tales publicaciones son necesarias para construir los fundamentos para futuras investigaciones en taxonomía, sistemática, ecología, biogeografía y conservación.

En las dos décadas pasadas, el número de latinoamericanos interesados en mastozoología ha incrementado y han desarrollado ilustres carreras estudiando mamíferos en sus tierras nativas. Esto es lo mejor que puede haber sucedido desde el punto de vista de aquellos a quienes nos interesa profundamente la gente, la cultura, la tierra y la rica diversidad biológica de la región. La nueva generación de científicos es la brillante esperanza para el futuro de la mastozoología latinoamericana. Ellos son los expertos que explorarán los hábitats, agruparán los datos y escribirán el libro maestro de la fauna de mamíferos de Latinoamérica.

Hoy, Latinoamérica está bajo ataque. El crecimiento de la población humana, la distribución desigual de la riqueza, la falta de una política coherente para el uso de la tierra, leyes de protección de fauna ineficientes o sin fuerzas, y la falta de datos sobre la ocurrencia de las especies a lo largo de la región está señalando el cuestionable futuro de la rica fauna de Latinoamérica. Los hábitats de América Latina y los mamíferos que ellos contienen están en retroceso. La situación clama por el desarrollo e implementación de planes eficaces de conservación antes de que los hábitats y los

mamíferos formen parte de una ola masiva de extinción. Existe una urgente necesidad de información precisa sobre la composición de especies de mamíferos a lo largo de esta enorme región, pero obtener tales datos requiere tiempo y esfuerzo. Los problemas aún existen y todavía se necesitan las repuestas. Si esperamos mucho tiempo esperanzados en que aparezcan estudios definitivos sobre los mamíferos antes de que actuemos, la demora podría resultar en la permanente pérdida de muchas, si no de la mayoría, de las especies.

Claramente, el tiempo es esencial. Afortunadamente, sin embargo, a través del esfuerzo de un relativamente pequeño grupo de dedicados investigadores, hay suficiente información disponible para estimar el estatus de la gran mayoría de las mamíferos y hábitats de Latinoamérica. De tales estimaciones—apasionadamente hablando y con la autoridad de respetados expertos—las organizaciones gubernamentales y privadas relacionadas con la conservación de la herencia biológica mundial pueden proteger las fuentes de riqueza de mamíferos presentes en cada una de las muchas naciones de Latinoamérica.

Este libro, que trata sobre la biodiversidad y conservación de los mamíferos latinoamericanos, es precisamente la clase de contribución que se necesita para suplir la información requerida por las organizaciones mundiales de conservación y los gobiernos. Los colaboradores están entre los científicos sobresalientes en el mundo, involucrados con el estudio de los mamíferos de Latinoamérica. La mayor parte están escribiendo acerca de los mamíferos de su tierra nativa, y esto es importante, porque sus vidas están vinculadas a las tierras que ellos estudian. ¿Quiénes mejor que ellos para describir el panorama de la diversidad y conservación de los mamíferos de Latinoamérica? ¿Quiénes mejor que ellos para entender dónde estamos y hacia dónde estamos yendo como una sociedad global en relación con los enormes retos de impedir la extinción de los mamíferos? Considerando cada capítulo individualmente, éstos pueden orientar a las agencias gubernamentales para implementar planes de acción para salvar la rica diversidad de mamíferos de sus países. Considerando todos los capítulos en conjunto, éstos contribuyen hablándonos a todos, diciéndonos que es casi muy tarde para salvar el mayor tesoro de las especies de mamíferos del mundo. Hablando desde mi punto de vista personal, encuentro un mundo de esperanza en la palabra "casi." Todavía hay tiempo. Los editores, dos de los sobresalientes mastozoólogos en el mundo, fueron elegidos para escuchar un fuerte y claro llamado de alerta de los mamíferos latinoamericanos. Cada uno de nosotros tiene la tarea de escuchar el llamado—y actuar.

Michael A. Mares

*Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History and Department of Zoology,
University of Oklahoma, Norman, Oklahoma, EUA 73072 (mamares@ou.edu)*

PRESENTACIÓN

El Neotrópico es una vasta región que se extiende desde las zonas áridas de México hasta las heladas pampas de la Patagonia en Argentina. Biológicamente es una de las regiones más diversas del Planeta. Ella abriga más de 1,100 especies de mamíferos, 3,000 de aves y 1,900 de reptiles y anfibios (Ceballos y Sánchez, 1994; Duellman, 1999; Mittermeier *et al.*, 1999; Patterson, 2001). A pesar de esto, la diversidad biológica de extensas regiones como las selvas amazónicas, los tepuis, las selvas secas y los páramos de altura es poco conocida. De hecho, nuestro conocimiento de la mastofauna difiere marcadamente entre los países de la región. Aún en aquellos países con baja riqueza de especies y razonablemente conocidos como Chile (Pine, 1982), se continúan describiendo géneros nuevos (e.g., *Pearsonomys*; Patterson, 1992) y ampliando los rangos de distribución geográfica de múltiples especies, como el reciente descubrimiento de la población septentrional del fósil viviente *Dromiciops gliroides*, a 200 kilómetros al norte de lo conocido (Saavedra y Simonetti, 2001).

Por ello, no es de extrañar que el paulatino incremento en estudios de campo en las últimas décadas haya producido una serie de hallazgos, que han aumentado considerablemente nuestro conocimiento sobre los mamíferos neotropicales. Descubrimientos realmente interesantes son los de una especie de pecarí (*Catagonus wagneri*) en las selvas secas del Chaco paraguayo considerada “extinta” desde el Pleistoceno (Wetzel *et al.*, 1975), una serie de especies de monos (e.g., *Mico mauesi*, *Mico nigriceps*, *Pithecia aequatorialis*, *Leontopithecus caissara*) en Brasil (Ferrari y Lopes, 1992; Hershkovitz, 1987; Lorini y Persson, 1990; Mittermeier *et al.*, 1992) y una ballena zifio (*Mesoplodon peruvianus*) en las costas de Perú y México (Reyes *et al.*, 1991). A estos descubrimientos se les suman decenas de nuevas especies de pequeños mamíferos, principalmente roedores (Alberico, 1990; Albuja y Patterson, 1996; Handley y Pine, 1992; Jenkins y Barnett, 1997; Leo y Gardner, 1993; Malygin *et al.*, 1994; Pacheco y Patton, 1995). El análisis sobre las tendencias de acumulación de especies de mamíferos con relación al área y esfuerzo de colecta sugieren que el número de especies todavía no descubiertas ni descritas es grande, lo que indica que continuará el descubrimiento de nuevos taxa (Medellín y Soberón,

1999; Patterson, 2001). En la práctica, alrededor de un tercio de las nuevas especies de mamíferos descritas en el mundo provienen del Neotrópico (Diamond, 1985).

Entre los ejemplos más interesantes del desarrollo de la investigación mastozoológica se encuentran los trabajos de Russ Mittermeier, James Patton y sus grupos de trabajo quienes han documentado una profusión de especies nuevas sin precedentes en la Amazonía, especialmente considerando que muchos de los descubrimientos han ocurrido en ríos cercanos a Manaos que, con alrededor de 2 millones de habitantes, es la ciudad más importante de la región (e.g., Mittermeier *et al.*, 1992). En estos trabajos además de describir nuevas especies, ambos grupos han desarrollado interesantes ideas sobre los procesos de especiación en esa región. Por ejemplo, Patton y sus colegas (e.g., Gascon *et al.*, 2000 y referencias) han refutado la hipótesis de que los afluentes y efluentes del Amazonas han jugado un papel determinante en la diversificación de los mamíferos de la región, que data desde tiempos de A. R. Wallace.

Por otro lado, el trabajo de Michael Mares y sus colaboradores argentinos es un elegante ejemplo de cómo la combinación de un detallado conocimiento de historia natural, biogeografía y ecología pueden orientar la búsqueda de nuevas especies. Con toda la información disponible, Mares y su grupo han predicho la presencia de géneros y especies nuevas para la ciencia como *Tympanoctomys barrerae* y *Salinomys delicatus*, los cuales se han descubierto posteriormente (Braun y Mares, 1995; Mares y Braun, 2000; Mares *et al.*, 2000).

En las últimas décadas, la acumulación del conocimiento mastozoológico ha permitido tener una mejor apreciación de las mastofaunas locales. En todos los países las listas de especies han aumentado, y en algunos casos notables, como Bolivia, alrededor del 50% de las especies conocidas de mamíferos del país se han documentado desde 1985 (Salazar *et al.*, este volumen). En efecto, se ha incrementado el número de libros sobre las mastofaunas regionales como la de Tucumán en Argentina (Bárquez *et al.*, 1991) y Jalisco en México (Ceballos y Miranda, 2000), y de países como Ecuador (Tirira, 1998, 1999) y Chile (Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000). Además del conocimiento taxonómico, los esfuerzos continuados por estudiar la mastofauna regional ha permitido avanzar en una variedad de investigaciones sobre la ecología, evolución, biogeografía y conservación de esta biota. Así, existen sólidos avances en estudios sobre las relaciones filogenéticas y el origen de la fauna (e.g., Smith y Patton, 1993; Köhler *et al.* 2000; Wyss *et al.* 1993) y el papel de la historia en estructurar sus ensambles (e.g., Patterson, 1999).

A pesar de la gran actividad científica de las últimas décadas hay pocos volúmenes que sintetizan el estado del conocimiento de los mamíferos del Neotrópico (e.g. Eisenberg, 1989; Mares y Genoways, 1982; Mares y Schmidly, 1991; Redford y Eisenberg, 1992), y no existe ningún volumen que trate con detalle esta información al

nivel de país. Esta información es fundamental para difundir la magnitud de la diversidad de esta Región Biogeográfica, para identificar grandes lagunas en el conocimiento, y para proveer de bases para su efectiva conservación. Con esta idea, hace algunos años nos propusimos publicar un libro sobre los mamíferos del Neotrópico, que compilara el conocimiento sobre los mamíferos de diferentes países, de manera similar a lo hecho por Ceballos y Navarro (1991) para México. Aún cuando avanzamos lentamente, más lento que la urgencia de conocer y promover la conservación que esta fauna se merece, nos propusimos proveer una síntesis sobre el estado del conocimiento en cada país. La labor de recopilar la información fue ardua, y en ocasiones no pudimos por motivos ajenos a nuestras voluntades, obtener síntesis de algunos países. No obstante, el libro trata la fauna de mamíferos de 15 países. Separados por países, cada capítulo presenta cuatro grandes secciones dedicadas a la historia del conocimiento mastozoológico, a la diversidad de especies, a la distribución y zoogeografía, y a la conservación. Estos capítulos son la primera síntesis sobre estos temas en la mayoría de estos países, lo que nos motiva a pensar que serán de utilidad a nivel nacional e internacional para estimular más y mejores esfuerzos, idealmente mancomunados (e.g., Simonetti, 1997, 1998). Pese a los avances, el número de mastozoólogos, especialmente los dedicados a la taxonomía y sistemática es bajo, y su escasa renovación disminuye la posibilidad de terminar de comprender cabalmente la magnitud y naturaleza de la mastofauna regional. Por ello, resulta deseable que las diversas instituciones y los académicos que las conforman unan sus esfuerzos en lugar de competir por fondos, con objeto de lograr fomentar más investigación y la formación de las futuras generaciones de mastozoólogos.

Este libro es parte de nuestro interés de vincular la ciencia con la solución de los problemas ambientales, de nuestra responsabilidad para mantener o incrementar el bienestar en nuestros países, y de nuestro profundo compromiso para evitar la desaparición de la diversidad biológica del Neotrópico.

Gerardo Ceballos y Javier A. Simonetti

LITERATURA CITADA

- Alberico, M. 1990. A new species of pocket gopher (Rodentia: Geomyidae) from South America and its biogeographic significance. Pp. 103-111, en: *Vertebrates in the Tropics* (G. Peters y R. Hutterer, eds.). Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Albuja, L y B. Patterson. 1996. A new species of northern shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) from the Cordillera del Condor, Ecuador. *Journal of Mammalogy*, 77:41-53.

- Bárquez, R. M., M. A. Mares y R. A. Ojeda. 1991. *Mamíferos de Tucumán*. Oklahoma Museum of Natural History, Normal, Oklahoma.
- Braun, J. K. y M. A. Mares. 1995. A new genus and species of phyllotine rodent (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae: Phyllotini) from South America. *Journal of Mammalogy*, 76:504-524.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp. 167-198, en: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity, and Conservation* (M. A. Mares y D. J. Schmidly, Eds). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. *Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ceballos, G. y O. Sanchez. 1994. Wildlife diversity and conservation in Tropical America. Pp. 233-262, en: *Tropical Ecosystems: a Synthesis of Tropical Ecology and Conservation* (Balakrishnan, M., S. W. Bie y R. Bogstrom, eds). Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi.
- Diamond, J.M. 1985. How many unknown species are yet to be discovered? *Nature* 315: 538-539.
- Duellman, W. E. 1999. *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Panama, Colombia, Ecuador, Venezuela, Guyana, Surinam, French Guiana*. Volume 1. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Ferrari, S. F. y M. A. Lopes. 1992. A new species of marmoset, genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates), from western Brazilian Amazonia. *Goeldiana, Zoologia*, 12:1-13.
- Gascon, C., J. R. Malcom, J. L. Patton, M. N. F. da Silva, J.P. Bogart, S.C. Lougheed, C.A. Peres, S. Neckely P.T. Boag. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 13672-13677.
- Handley, C. O., Jr. y R. H. Pine. 1992. A new species of prehensile-tailed porcupine, genus *Coendou* Lacépède, from Brazil. *Mammalia*, 56:237-244.
- Hershkovitz, P. 1987. The taxonomy of South American sakis genus *Pithecia* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report and critical review with the description of a new species and a new subspecies. *American Journal of Primatology*, 12:387-468.
- Jenkins, P.D. y A.A. Barnett. 1997. A new species of water mouse, of the genus *Chibchanomys* (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae) from Ecuador. *Bulletin of the Natural History Museum, London*, 63:123-128.
- Köhler, N., M.H. Gallardo, L.C. Contreras y J.C. Torres-Mura. 2000. Allozymic variation and systematic relationships of the Octodontidae and allied taxa (Mammalia, Rodentia). *Journal of Zoology*, 252: 243-250.
- Leo, M. y A. L. Gardner. 1993. A new species of a giant *Thomasomys* (Mammalia: Muridae: Sigmodontinae) from the Andes of North-central Peru. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 106:417-428.
- Lorini, M. L. y V. G. Persson. 1990. Nova especie de *Leontopithecus* Lesson, 1840, do sul do Brasil (Primates, Callitrichidae). *Boletim do Museu Nacional*, 338:1-14.

- Malygin, V. M., V. M. Aniskin, S. I. Isaev y A. N. Milishnikov. 1994. *Amphinectomys savamis* Malygin Gen. et sp. n., a new genus and a new species of water rat (Cricetidae, Rodentia) from Peruvian Amazonia. *Zoologicheskii Zhurnal*, 73: 195-208.
- Mares, M. A. y H. H. Genoways. 1982 (eds.). *Mammalian Biology in South America*. Special Publication Series, vol. 6, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, Pennsylvania.
- Mares, M. A. y D. J. Schmidly (eds). 1991. *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity, and Conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Mares, M. A., y J. K. Braun. 2000. Three new species of *Brucepattersonius* from Misiones Province, Argentina. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 9:1-13.
- Mares, M.A., J.K.Braun, R.M.Barquez y M. Diaz. 2000. Two new genera and species of halophytic desert mammals from isolated salt flats in Argentina. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 203:1-27.
- Medellín, R. A. y J. Soberón. 1999. Predictions of mammal diversity on four landmasses. *Conservation Biology*, 13:143-149.
- Mittermeier, R. A., M. Schwarz y J. M. Ayres. 1992. A new species of marmoset, genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates), from the Rio Maués region, state of Amazonas, central Brazilian Amazonia. *Goeldiana, Zoologia*, 14:1-17.
- Mittermeier, R. A., P. Robles Gil y C. G. Mittermeier. 1999. *Megadiversidad*. Cemex, México D.F.
- Muñoz-Pedreros, A. y J.L. Yáñez (eds.) 2000. *Mamíferos de Chile*. Cea Ediciones, Valdivia, Chile.
- Patterson, B. 1992. A new genus and species of long-clawed mouse (Rodentia: Muridae) from temperate rainforests of Chile. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 106: 127-145.
- Patterson, B.D. 1999. Contingency and determinism in mammalian biogeography: the role of history. *Journal of Mammalogy*, 80: 345-360.
- Patterson, B. D. 2001. Fathoming tropical biodiversity: the continuing discovery of Neotropical mammals. *Diversity and Distribution* 7:191-196.
- Pacheco, V. y J. L. Patton. 1995. A new species of the puna mouse, genus *Punomys* Osgood, 1943 (Muridae, Sigmodontinae) from the Southeastern Andes of Peru. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 60:85-96.
- Pine, R.H. 1982. Current status of South American mammalogy. Pp. 27-37, en: *Mammalian Biology in South America* (Mares, M. A. y H. H. Genoways, eds. eds.). Special Publication Series, vol. 6, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, Pennsylvania.
- Redford, K. y J. F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics. The southern cone. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. Volume 2. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Reyes, J. C., J. G. Mead y K. Van Waerebeek. 1991. A new species of beaked whale *Mesoplodon peruvianus* sp. n. (Cetacea: Ziphiidae) from Peru. *Marine Mammal Science*, 7:1-24.
- Saavedra, B. y J. A. Simonetti. 2001. New records of *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Micribiotheriidae) and *Geoxus valdivianus* (Rodentia. Muridae) in central Chile: their implications for biogeography and conservation. *Mammalia*, 65: 96-100.

- Simonetti, J.A. 1997. Editorial: Diversidad Neotropical y Cooperación Regional. *Mastozoología Neotropical*, 4: 3-4.
- Simonetti, J.A. 1998. Postscript: Networking and Iberoamerican biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 337.
- Smith, M.F. y J.L. Patton. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 149-177.
- Tirira, D. (ed.). 1998. *Biología, sistemática y conservación de los mamíferos del Ecuador*. Publicación Especial 1, Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Tirira, D. (ed.). 1999. *Mamíferos del Ecuador*. Publicación Especial 2, Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Wetzel, R.M., R.E. Dubos, R.I.L. Martin y P. Myers. 1975. *Catagonus*, an "extinct" peccary, alive in Paraguay. *Science*, 189: 379-381.
- Wyss, A.R., J.J. Flynn, M.A. Norell, C.C. Swisher, R. Charrier, M. Novaceck y M.C. McKenna. 1993. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature*, 365: 434-437.

AGRADECIMIENTOS

Queremos hacer patente nuestro más profundo agradecimiento a numerosos colegas e instituciones que nos apoyaron en diversas actividades durante la compilación de este volumen. Nuestro amigo Michael Mares accedió a escribir el prólogo en un corto tiempo. Los autores de los capítulos del libro accedieron con voluntad y paciencia a todas nuestras peticiones. Clementina Equihua, Yolanda Domínguez, Giselle Oliva y Sebastián Ortiz apoyaron la labor editorial, especialmente la etapa de formación y revisión del libro. Patricio Robles Gil de Sierra Madre donó el diseño de la portada. Claudia Berea, Cuauhtémoc Chávez, Eduardo Espinoza, Beatriz Hernández, Rurik List, Jesús Pacheco, Pilar Rodríguez y Hélot Zarza comentaron algunos manuscritos. Jean Rivera y Héctor Gómez de Silva tradujeron los capítulos de Costa Rica y Guyana, respectivamente. La CONABIO proporcionó la mayor parte de los recursos para la publicación de la obra. Nuestras instituciones, el Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, han apoyado decididamente nuestra labor académica incluyendo la elaboración de este libro. La Fundación Ecológica de Cuixmala ha apoyado el trabajo profesional de G. Ceballos. A nuestras esposas e hijos, por su apoyo incondicional y paciencia. Agradecemos el interés y apoyo de Eric Mellink y Fernando Cervantes.

DEDICATORIA

...a los próceres pioneros y a los futuros mastozoólogos neotropicales, por que sin los primeros no podríamos tener el vasto conocimiento de nuestra fauna y sin los segundos no habría posibilidad de terminar de conocerla y conservarla.

MAMÍFEROS DE ARGENTINA

RICARDO A. OJEDA, CARLOS E. BORGHI Y VIRGILIO G. ROIG

Grupo de Investigaciones de la Biodiversidad (GIB), Unidad de Zoología y Ecología Animal, Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (LADIZA), CC. 507, 500 Mendoza, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Argentina es el país templado de mayor superficie de América del Sur. Sus 2,779,741 km² de territorio continental (incluyendo Tierra del Fuego e Isla de los Estados), ubicados entre los 22 y 55° S, con una variada topografía, clima y vegetación, proveen elementos esenciales para conformar una de las faunas de mamíferos más diversa del cono sur neotropical.

Desde los 7,000 m de altura a las llanuras a nivel del mar y atravesando climas subtropicales a polares, Argentina presenta una amplia gama de macrohábitats (Fig. 1; Cabrera, 1976). Entre las formaciones más importantes destacan las selvas subtropicales de dominio amazónico (Yungas y Paranense), el desierto del Monte, los bosques semiáridos chaqueños, los pastizales de la pampa húmeda, los desiertos fríos de la Patagonia y la Puna, y el bosque subantártico húmedo de *Nothofagus* representando al dominio subantártico. En este complejo mosaico de ambientes, los mamíferos pertenecen a dos grandes subregiones neotropicales: la brasileña y la patagónica (Hershkovitz, 1958). La subregión brasileña contribuye con los elementos tropicales de la cuenca amazónica que alcanzan sus límites de distribución en el norte argentino, especialmente a través de la selva de Yungas (noroeste) y misionera (noreste; Crespo, 1982; Ojeda y Mares, 1989a). Por otro lado, la subregión patagónica, de mayor superficie en Argentina, contiene los elementos templados, cosmopolitas y autóctonos, que caracterizan a los hábitats áridos y semiáridos del territorio. La mezcla de grupos tropicales y templados, y linajes de mamíferos antiguos y modernos conforman un escenario de gran diversidad dentro del continente sudamericano, aún lleno de interrogantes e hipótesis sobre el origen y desarrollo de los mamíferos neotropicales (Ojeda y Mares, 1989a; Pascual, 1996; Reig, 1981).

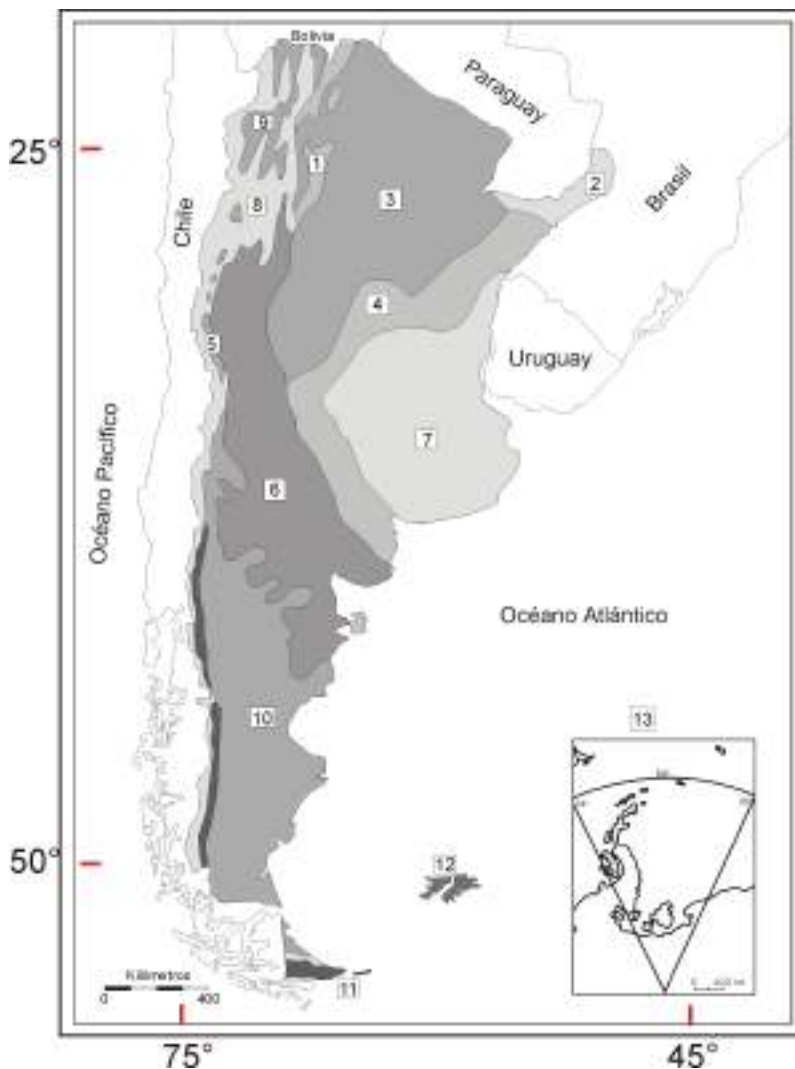


Figura 1. Provincias fotogeográficas de Argentina (redibujado de Cabrera, 1976). Dominio Amazónico: 1) Provincia de las Yungas, 2) Provincia Paranaense. Dominio Chaqueño: 3) Provincia Chaqueña, 4) Provincia del Espinal, 5) Provincia de la Prepuna, 6) Provincia del Monte, 7) Provincia Pampeana. Dominio Andino Patagónico: 8) Provincia Altoandina, 9) Provincia Puna, 10) Provincia Patagónica. Dominio Subantártico: 11) Provincia Subantártica, 12) Provincia Insular. Dominio Antártico: 13) Provincia Antártica.

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOOLÓGICO

El conocimiento de los mamíferos de Argentina ha alcanzado un desarrollo importante y se ha acelerado en los últimos años. Esta actividad está asentada en una larga tradición en el estudio de los mamíferos. Entre los responsables del desarrollo de las investigaciones mastozoológicas destacan Florentino y Carlos Ameghino, A. Cabrera, J. Yepes, J. Crespo, C. Olrog, R. Pascual, O. Reig, E. Massoia, J. Contreras, O. Pearson y M. Mares. En 1981 apareció la primera guía de los mamíferos de Argentina (Olrog y Lucero, 1981). En 1983 se creó la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), que organizó su primera reunión en 1985, las cuales se suceden hasta el presente en distintas provincias argentinas. En 1990, y continuando con el espíritu iniciado en Cancún (México) por la Asociación Mexicana de Mastozoología (AMMAC), se realizó en Buenos Aires la primera reunión conjunta entre la Sociedad Americana de Mastozoología (ASM) y la SAREM.

Hacia finales de la década de 1980 y comienzos de los 90, se publicaron las primeras guías de campo sobre provincias políticas y grupos taxonómicos particulares (Barquez *et al.*, 1991, 1993; Lichter y Hooper, 1984; Mares *et al.*, 1989; Massoia y Chebez, 1993). Más recientemente se han publicado claves comentadas de áreas determinadas (Pearson, 1995), listas comentadas de regiones (Monjeau *et al.*, 1995) y la lista comentada de mamíferos de Argentina (Galliari *et al.*, 1996). Un panorama parcial de la distribución de algunos grupos y líneas de investigación o trabajo incluye a investigaciones citogenéticas en sistemática evolutiva y genética poblacional a través de los grupos en las universidades e institutos de Buenos Aires (UBA: Universidad Nacional de Buenos Aires; GIBE: Grupo de Investigaciones en Biología Evolutiva), La Plata y Córdoba; estudios paleontológicos a través del grupo del Museo de La Plata y del Centro Nacional Patagónico (CENPAT) en Puerto Madryn (Chubut); estudios sobre embriología, comportamiento, ecofisiología, ecología, biogeografía y sistemática llevados a cabo en el "Instituto Miguel Lillo" (Tucumán), IADIZA (Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas) y LARLAC (Laboratorio de Reproducción y Lactancia) en Mendoza, Universidades de San Luis, Buenos Aires y Río Cuarto; y el Laboratorio Ecotono (Bariloche, Río Negro). Finalmente, el estudio poblacional de mamíferos medianos y grandes es realizado por grupos de Buenos Aires (UBA), Mendoza (IADIZA), Neuquén (Centro de Ecología Aplicada del Neuquén), Chubut (CENPAT) y Tucumán (Facultad de Ciencias Naturales, Instituto Miguel Lillo; LIEY).

La conservación y manejo de vida silvestre también sentaron bases firmes sobre distintos aspectos referidos a la situación de varias especies, factores de

presión y soluciones. Las contribuciones han sido variadas y provenientes de distintos grupos de investigación de universidades, institutos de investigación, gobierno y organizaciones no gubernamentales (Cajal, 1986; Cajal y Puig, 1992; Chebez, 1994; Galliari y Goin, 1993; Ojeda y Mares, 1982; Puig, 1995; Reca *et al.*, 1996, y referencias allí citadas). Si bien este listado no es exhaustivo, ofrece un panorama global sobre la distribución de grupos de investigación en el país.

Entre los investigadores extranjeros con contribuciones importantes a la mastozoología de Argentina, destacan G.G. Simpson y L. Marshall (paleontología), M. Mares (ecología, biogeografía, taxonomía) y O. Pearson (ecología poblacional, biogeografía, sistemática de cricétidos y caviomorfos). A éstos se agregan los nombres de J. Rood (1972) y A. Taber (1987), L. Branch *et al.*, (1994), J. Braun (1993), P. Dalby (1975) y J. Kirsh (1995).

DIVERSIDAD DE ESPECIES

La taxonomía de los mamíferos de Argentina atraviesa una profunda etapa de revisión merced al refinamiento de técnicas para su estudio, descubrimientos paleontológicos recientes, acumulación de nuevos datos y consecuente reinterpretación de relaciones filogenéticas entre los distintos taxa (Braun, 1993; Brown *et al.*, 2000; Díaz *et al.*, 1999; Hershkovitz, 1992; Mares y Brown, 2000; Novacek, 1992; Reig, 1981; Stepan, 1993, 1995; Theiler, *et al.*, 1999; Tirani, 1988; Zunino *et al.*, 1995).

Existe bastante acuerdo entre distintos autores para las categorías altas de órdenes y familias, mientras que difieren notablemente en cuanto al tratamiento de géneros y especies. Por ejemplo, Olrog y Lucero (1981) consideraron un total de 147 géneros y 300 especies de mamíferos nativos, O. Reig (*in litt.*) mencionó 156 géneros y 321 especies, y recientemente Galliari *et al.* (1996) reconocieron 176 géneros y 356 especies. Si bien en el transcurso de estos años se describieron nuevas especies (Braun y Mares, 1995; Mares y Braun, 1996; Vizcaíno, 1995), la mayor parte de las diferencias se asientan en discrepancias de criterios sobre la asignación jerárquica y reinterpretación de relaciones entre especies (Braun, 1993; Stepan, 1993, 1995; Zunino *et al.*, 1995). En este trabajo brindamos un panorama actualizado de la riqueza de mamíferos, sintetizados en la reciente lista de mamíferos de Argentina de Galliari *et al.* (1996), que ha incorporado información de Barquez (1987), Barquez *et al.* (1993), Honacki *et al.*, (1982), Olrog y Lucero (1981), Redford y Eisenberg (1992) y Wilson y Reeder (1993) y consideraciones propias de los autores. Además incluimos nuevos registros de Mares y Braun (1996) y Aprile y Chico (1999).

Cuadro 1. Síntesis de la riqueza de mamíferos de Argentina. En paréntesis se indica el número de géneros y especies usadas en los análisis, en los órdenes en donde hubo adiciones recientes de esos taxa.

Órdenes	Familias	Géneros	Especies
Microbiotheria	1	1	1
Didelphimorphia	2	11	19
Paucituberculata	1	1	1
Cingulata	1	9	15
Vermilingua	1	2	2
Tardigrada	1	1	1
Chiroptera	4	26 (25)	58 (57)
Primates	1	3	4
Carnivora	6	26	37
Rodentia	12	63 (61)	176 (168)
Lagomorpha	1	1	1
Perissodactyla	1	1	1
Artiodactyla	3	9	13
Odontoceti	6	21	28
Mysticeti	2	4	8
Total	43	179 (176)	365 (356)

Los mamíferos de Argentina están representados por 15 órdenes, 43 familias, 179 géneros y 365 especies (cuadro 1). Algunas especies descritas recientemente no fueron incorporadas en los análisis que se ofrecen a continuación, que incluyen 176 géneros y 356 especies. Únicamente dos órdenes de mamíferos neotropicales, Insectivora y Sirenia, no están representados en el país. Del total de familias, 20 son endémicas de la región Neotropical (Hershkovitz, 1972). Los Histricognatos (Rodentia) contribuyen con 10 familias y el resto se distribuye entre los Microbiotheria (1), Didelphimorphia (2), Paucituberculata (1), Cingulata (1), Vermilingua (1), Tardigrada (1), Chiroptera (2) y Primates (1).

La mayor riqueza genérica se encuentra en los roedores, con 61 géneros, que junto a quirópteros y carnívoros suman más del 60% de los géneros. Los roedores y quirópteros también sobrepasan el 60% del total de especies (cuadro 1). Además, 36 corresponden a mamíferos marinos, y de las especies restantes (320), 57

corresponden a quirópteros y 263 son no voladoras. La relación entre el número de especies nativas por género es de dos.

La densidad de mamíferos no marinos, es decir, en relación a la superficie continental de Argentina es de 1.15×10^{-4} especies/km². Esta densidad es el doble de la mencionada con anterioridad para el cono sur (0.63×10^{-4} especies/km²; Eisenberg, 1981).

Argentina presenta una riqueza de especies mayor que la de otros territorios como Australia, con el triple de superficie (7,627,000 km²) y 228 especies de mamíferos, y Norteamérica (0.2×10^{-4} especies/km²; Eisenberg, 1981). Sin embargo, la riqueza de formas voladoras es notablemente menor que la de otros países sudamericanos como Venezuela (148), Colombia (187) y Perú (152). Este patrón puede explicarse por la mayor complejidad estructural de los hábitats selváticos tropicales, y al área reducida que los mismos ocupan en la Argentina. Un patrón similar de disminución latitudinal de especies de quirópteros fue mencionado para América del Norte en un análisis más exhaustivo (Fleming, 1973).

No obstante, la riqueza de especies de mamíferos no voladores, es similar entre la porción tropical del norte de Sudamérica (247 especies/2,575,400 km²; Eisenberg, 1981) y subtropical templada de Argentina (263 especies/2,779,741 km²).

Riqueza por biomas

En este análisis de riqueza de especies por biomas hemos unificado las provincias Chaqueña y del Espinal en “Chaqueña”, y las provincias de la Prepuna, Puna y Altoandina en “Puna” con base en sus similitudes florísticas y faunísticas (Ojeda y Mares, 1989a; Sarmiento, 1975). La mayor riqueza de especies aparece en la región semiárida chaqueña (118 especies) seguido por las selvas subtropicales húmedas (Yungas: 97 especies y Paranense: 95 especies). Los biomas con la menor riqueza de especies son el desierto de altura de la Puna (36 especies) y el Bosque Subantártico de *Nothofagus* (37 especies; Fig. 2).

El número total de especies de mamíferos de los biomas no se correlaciona significativamente con el área de los mismos (coeficiente de correlación de Spearman, $r_s = 0.24$, $p = 0.57$; Fig. 3), situación similar a la observada para los mamíferos de México (Arita, 1993). Cuando analizamos los mamíferos voladores y no voladores por separado, tampoco encontramos correlaciones significativas con el área (no voladores: $r_s = 0.33$, $p = 0.42$; voladores: $r_s = 0.012$, $p = 0.98$). Por otro lado, al analizar el número total de especies en relación con la heterogeneidad de los biomas (cobertura y estratificación de la vegetación, *S*, Rabinovich y Rapoport,

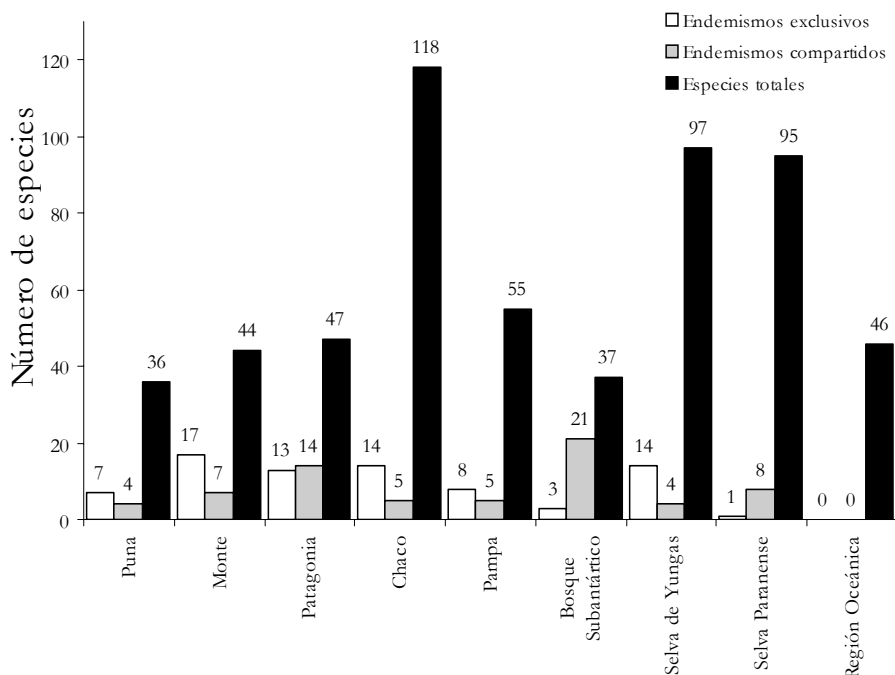


Figura 2. Número de especies, endemismos exclusivos de Argentina y especies compartidas solamente con un país vecino, en los distintos biomas.

1975), encontramos una correlación positiva y significativa ($r_s = 0.77$, $p = 0.02$). Además, al analizar los mamíferos voladores y no voladores por separado, los quirópteros presentan una mayor correlación ($r_s = 0.89$, $p = 0.002$) que los no voladores ($r_s = 0.68$, $p = 0.06$). La regresión múltiple paso a paso retuvo las dos variables utilizadas (S : estratificación vertical y área de los biomas en miles de km^2), siendo las ecuaciones las siguientes:

$$\begin{aligned}
 E_{\text{MT}} &= -31.15 + 123.1 * S + 0.075 * \text{Área} \\
 E_{\text{Q}} &= -26.54 + 56.86 * S + 0.025 * \text{Área} \\
 E_{\text{NV}} &= -4.61 + 66.22 * S + 0.049 * \text{Área}
 \end{aligned}$$

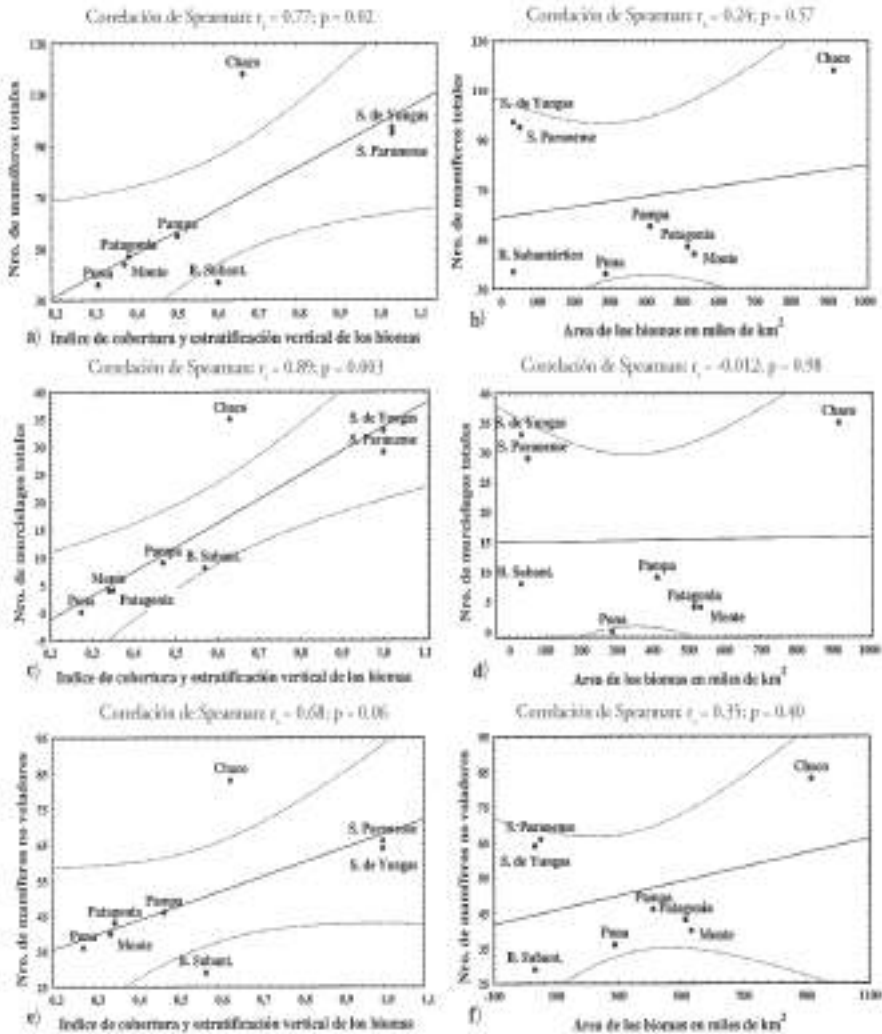


Figura 3. Riqueza de especies de mamíferos en distintos biomas de Argentina, en función del índice de estratificación vertical de los biomas (S), recalculado a partir de Rabinovich y Rapoport (1975) y en función del área de cada bioma, calculada a partir del mapa de las provincias biogeográficas argentinas de Cabrera y Willink (1980), y fusionadas según el texto.

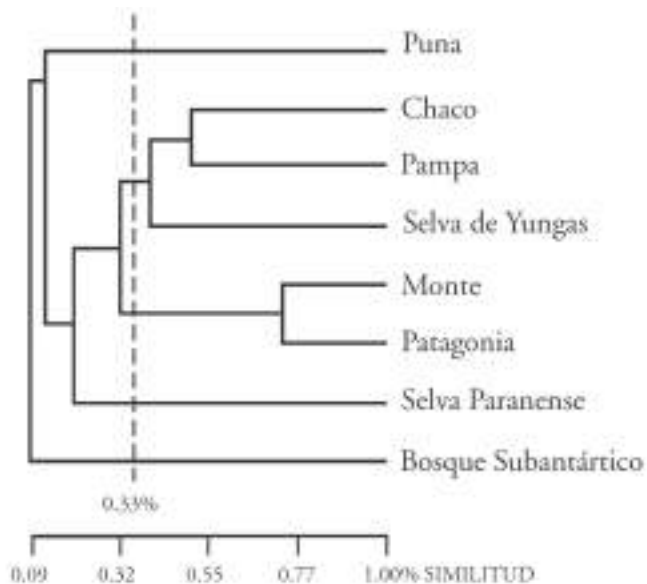


Figura 4. Análisis de similitud (UPGA, Coeficiente de Jaccard) entre la mastofauna de los biomas.

donde E_{MT} es el número de mamíferos totales, E_Q es el número de especies de murciélagos y E_{NV} es el número de especies de mamíferos no voladores. Las tres regresiones resultaron significativas (mamíferos totales [E_{MT}]: $r^2 = 0.97$, $P = 0.0002$; quirópteros [E_Q]: $r^2 = 0.97$, $P = 0.0002$; no voladores [E_{NV}]: $r^2 = 0.95$, $P = 0.0006$). Es decir, a nivel de bioma la variable más importante para explicar la riqueza de mamíferos es la estratificación vertical y, en segundo término, el área de los mismos. La variabilidad de la vegetación y la heterogeneidad ambiental han explicado también la riqueza de vertebrados a un nivel de mesoescala (Freiser, 1998).

El análisis de similitud (UPGA, Coeficiente de Jaccard) entre la mastofauna de los biomas, muestra cinco conjuntos al nivel del 33% de similitud (Fig. 4). Un grupo corresponde a la fauna de los desiertos fríos y cálidos (Monte y Patagonia). Otro de los grupos está formado por las mastofaunas de los biomas semiáridos y húmedos (Chaco, Pampa y selva de Yungas). Las faunas de los otros biomas aparecen con un grado de similitud menor al 33% y corresponden al desierto frío

de altura (Puna), la selva subtropical Paranense y el bosque Subantártico de *Nothofagus*.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

Aproximadamente cien localidades tipo han sido registradas para los mamíferos argentinos; es decir, el 32% de los mamíferos continentales de Argentina tienen sus localidades típicas en el país. El 83% de éstas corresponden a roedores sigmodontinos y caviomorfos. El 17% restante está distribuido en forma decreciente entre xenartros, quirópteros, marsupiales, carnívoros y artiodáctilos.

Con respecto a los endemismos, éstos fueron analizados de dos modos. Por un lado, aquellas especies restringidas a los límites políticos del país (endemismos exclusivos) y por otro las especies cuya distribución en un bioma es compartida con solo un país limítrofe, como Chaco, Puna, bosque templado de *Nothofagus* y selva de Yungas y Paranense (especies compartidas). El número de especies endémicas de Argentina es de 77 (24%; apéndice). El bioma con mayor riqueza de endémicos es el desierto del Monte, seguido por los biomas semiáridos y subtropicales del Chaco y selva de Yungas. El desierto frío patagónico presenta asimismo un alto número de endemismos. Cuando consideramos en conjunto las especies restringidas a Argentina y las compartidas, el número de endemismos asciende a 145 especies, es decir que representan el 45% de los mamíferos (excluyendo a los marinos). Los mayores niveles de endemismos corresponden a los desiertos patagónico, del Monte y bosque de *Nothofagus* (cuadro 2; Fig.2). La selva Paranense, no obstante su alta riqueza de especies, ofrece un número de endemismos tres veces inferior a la estepa patagónica.

CONSERVACIÓN

En una escala histórico-ecológica, la fauna de los mamíferos de Argentina presenta síndromes de deterioro, traducidos en contracción de sus áreas de distribución, extinción, fragmentación y reducción de poblaciones, entre otros. Entre los factores causales se destacan la acelerada degradación del hábitat y una fuerte presión de caza comercial sobre las poblaciones silvestres (Bertonatti, 1991; Cajal, 1986; Chebez, 1994; Galliari y Goin, 1993; Gruss y Waller, 1988; Mares y Ojeda, 1984; Ojeda y Mares 1982, 1984; Olrog, 1980; Roig, 1991).

Cuadro 2. Distribución de especies totales, endemismos exclusivos y especies compartidas de Argentina en los distintos biomas.

Ambientes	Especies totales	Endemismos exclusivos	Endemismos compartidos	Total endemismos
Puna	36	7	4	11
Monte	44	17	7	24
Patagonia	47	13	14	27
Chaco	118	14	5	19
Pampa	55	8	5	13
Bosque Subantártico	37	3	21	24
Selva de Yungas	97	14	4	18
Selva Paranense	95	1	8	9

Comercialización de fauna

El comercio de fauna es un factor de perturbación sobre las poblaciones silvestres de Argentina (Bertonatti, 1991; Cajal, 1986; Gruss y Waller, 1988; Mares y Ojeda, 1984; Ojeda y Mares, 1982, 1984), ya que el país fue durante cierto tiempo uno de los mayores exportadores de vida silvestre a nivel mundial (Gruss y Waller, 1988). Por ejemplo, entre los años 1972 y 1984 se exportaron 38,041,494 mamíferos silvestres (Ojeda y Mares, 1989b). Si bien en los últimos años se han realizado progresos en la gestión de distintos aspectos de esta actividad comercial, aún persisten sin resolverse puntos críticos para una utilización sustentable de este recurso, tales como estimaciones poblacionales confiables, información sobre macro y microdistribución, estudios ecológicos básicos y controles efectivos realizados por profesionales especializados en direcciones de recursos naturales y aduana, entre otros (Cajal, 1991; Novaro, 1995).

Deterioro del hábitat

En Argentina existe una acelerada fragmentación de los hábitats. Como ejemplos tenemos la desaparición de los corredores selváticos a lo largo de los grandes ríos del norte y oeste, que funcionaban como rutas de dispersión y contacto entre las poblaciones de mamíferos de los biomas selváticos de las yungas, chaco húmedo y

de la selva paranense. En los biomas semiáridos y áridos (Monte y Chaco), la tala del bosque, el sobrepastoreo por ganado vacuno y caprino, la sobresalinización por irrigación y tala (Morello, 1985), la apertura de nuevos caminos y la creciente actividad de prospección petrolera, constituyen los principales factores de perturbación (Bucher, 1987; Morello, 1985; Roig, 1991; Schofield y Bucher, 1986; Taber, 1991).

De modo más específico, algunos de los problemas que afectan a los biomas y mamíferos argentinos son los siguientes:

La Selva de Yungas sólo persiste en pequeños parches, debido al rápido avance de la agricultura con cultivos como caña de azúcar, tabaco, cítricos, soya y otros, y establecimiento de centros poblacionales. Esta selva constituye el extremo sur de distribución de la biota amazónica y es uno de los ecosistemas de mayor diversidad de Argentina (Ojeda y Mares, 1989a; R. Ojeda y R. Barquez, obs. pers.). Dentro de este bioma, la selva de transición o de palo blanco es la que ha sufrido los cambios más dramáticos (Vervoorst, 1979) y ha sido el hábitat que históricamente ha tenido la mayor riqueza de mamíferos (Ojeda y Mares, 1989a). Las principales unidades de conservación de las Yungas son tres parques nacionales, aislados entre sí, y cuya superficie total no supera las 250,000 ha; es decir el 5.3% del bioma (Bárbaro, 1994).

La Selva subtropical Paranense, está sometida a una fuerte presión y fragmentación (Martín, 1992). Más de un 50% de su vegetación natural ha desaparecido (Chebez, 1996). Entre los principales factores de deterioro se destacan la deforestación, la agricultura, los monocultivos y la reforestación con especies exóticas. Esta selva se encuentra protegida en sólo un 4% de su superficie mediante un parque nacional y reservas provinciales (Bárbaro, 1994).

El Bosque Chaqueño y Espinal son los biomas semiáridos subtropicales que en conjunto albergan la mayor riqueza de mamíferos de Argentina, y presentan un grado avanzado de degradación (Fig. 2). La gran riqueza de este bioma también ha sido mencionada a nivel de Sudamérica (Mares, 1992; Redford *et al.*, 1990). La tala del bosque, el sobrepastoreo por ganado vacuno y caprino, la apertura de nuevos caminos y la creciente actividad de prospección petrolera, constituyen los principales factores de perturbación del bioma chaqueño (Bucher, 1987; Morello, 1985; Schofield y Bucher, 1986; Taber, 1991). Existe un importante impacto de grandes represas hidroeléctricas en la porción húmeda de este bioma. Un ejemplo es la represa de Yacyretá ubicada en los límites de Argentina y Paraguay, la mayor en América Latina, con una superficie de 1,600 km². El espejo de agua cubrió áreas de vegetación del Chaco húmedo oriental, selva Paranense, selva en galerías y hábitats abiertos de

pastizales y bañados. Entre los mayores impactos de la presa destacan la interrupción del corredor selvático a lo largo del río Paraná y la eliminación de más de 300 islas. Entre los mamíferos que se encuentran en el área se destacan el ciervo de los pantanos (*Blastoceros dichotomus*), yaguararé (*Panthera onca*) y el aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) considerados como especies en peligro (Bosso *et al.*, 1991; Díaz y Ojeda, 2000; cuadro 3).

La modificación de la composición y estructura de la Pampa por extensas zonas de cultivos (trigo, maíz, girasol y sorgo principalmente) y la ganadería extensiva, han conducido a un cambio total de la biodiversidad de este bioma. De acuerdo a la relación de especies y área, el pastizal pampeano de la provincia de Buenos Aires habría perdido unas 2,364 especies vegetales por efecto de la fuerte presión de la ganadería y agricultura (Rapoport, 1992). El permanente laboreo ha producido un marcado deterioro del suelo y ha eliminado la mayor parte de las especies de mamíferos fosoriales y semifosoriales (por ejemplo *Dasybus*, *Ctenomys*, *Chlamyphorus*). El venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) es una de las especies en serio peligro de extinción en Argentina. Si bien la especie se encuentra protegida en terrenos privados, su población no supera los 3,000 individuos (Beccaceci, 1996; C. Dellafiore, M. Demaría, N. Maceira y E. Bucher, in litt.), distribuidos en las provincias de Buenos Aires, San Luis y Corrientes, donde el porcentaje protegido del bioma es de sólo el 0.3% (Bárbano, 1994).

La Patagonia es un bioma con intensos procesos de desertificación por efecto del sobrepastoreo, principalmente ovino. Además, presenta una importante prospección y explotación petrolera y caza de fauna silvestre, principalmente guanaco (*Lama guanicoe*) y carnívoros (Martín, 1992; Novaro, 1995; Novaro y Funes, 1994; S. Saba, com. pers.). La superficie protegida de este bioma alcanza un 4.9% (Bárbano, 1994).

El Bosque Subantártico o bosque de *Nothofagus* es un bioma con un fuerte impacto de especies exóticas, tanto vegetales (rosáceas, coníferas) como animales, que incluyen al ciervo colorado (*Cervus elaphus*), ciervo dama (*Dama dama*), ciervo axis (*Axis axis*), jabalí (*Sus scrofa*), liebre europea (*Lepus europeus*), visón (*Mustela vison*), castor (*Castor canadensis*) y rata almizclera (*Ondatra zibethicus*), entre otros. La caza furtiva y las perturbaciones del hábitat por ganadería y actividad forestal son otros de los factores que amenazan a las especies autóctonas de cérvidos como el pudú (*Pudu pudu*) y el huemul (*Hippocamelus bisulcus*). El porcentaje protegido de este bioma alcanza al 29.7% (Bárbano, 1994).

En el Desierto del Monte los impactos más importantes de la actividad humana (actividades agrícolas y ganaderas) en este bioma son la eliminación del

Cuadro 3. Especies de mamíferos de Argentina amenazados de acuerdo a UICN (Baillie y Groombridge, 1996), Reca *et al.* (1996) y Díaz y Ojeda (2000). Vu = Vulnerable, Ae = Amenazada de extinción, Pc = Peligro crítico, Ic = Insuficientemente conocida, Ep = En peligro, Pv = Potencialmente vulnerable, I = Indeterminada, E = Extinta, Pm = Preocupación menor.

Especie	UICN 1996	Reca <i>et al.</i> 1996	Díaz y Ojeda 2000
MICROBIOTHERIIDAE			
<i>Dromiciops gliroides</i>			Vu
DIDELPHIMORPHIA			
<i>Lestodelphis halli</i>			Vu
<i>Monodelphis scalops</i>			Vu
<i>Monodelphis sorex</i>			Vu
<i>Chironectes minimus</i>		Vu	
PAUCITUBERCULATA			
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>			Vu
CINGULATA			
<i>Cabassous chacoensis</i>		Vu	Vu
<i>Cabassous tatouay</i>		Vu	Vu
<i>Priodontes maximus</i>	Vu	Ae	Pc
<i>Chlamyphorus truncatus</i>	Ic		Vu
<i>Calyptophractus retusus</i>	Ic		Vu
VERMILINGUA			
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	Vu	Ae	Ep
TARDIGRADA			
<i>Bradypos variegatus</i>		Ae	Pc
CHIROPTERA			
<i>Anoura caudifer</i>			Vu
<i>Carollia perspicillata</i>			Vu
<i>Glossophaga soricina</i>			Vu

Cuadro 3. Continuación...

Especie	UICN 1996	Reca <i>et al.</i> 1996	Díaz y Ojeda 2000
<i>Pygoderma bilabiatum</i>			Vu
<i>Sturnira oporaphilum</i>			Vu
PRIMATES			
<i>Alouatta caraya</i>		Vu	Pm
<i>Alouatta guariba</i>	Vu	Ae	Ep
<i>Aotus azarae</i>		Ae	Vu
<i>Cebus apella</i>		Vu	Pv
CARNIVORA			
<i>Leopardus pardalis</i>		Vu	Vu
<i>Leopardus tigrinus</i>	Ic	Vu	Vu
<i>Leopardus wiedii</i>	Ic	Vu	Vu
<i>Lynchailurus pajeros</i>	I		Vu
<i>Oncifelis guigna</i>	I	Vu	Vu
<i>Oreailurus jacobita</i>			Vu
<i>Panthera onca</i>		Ae	Ep
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Vu	Vu	Ep
<i>Dusicyon australis</i>	E		E
<i>Speothos venaticus</i>	Vu		Ep
<i>Lontra felina</i>	Vu	Ae	Ep
<i>Lontra longicaudis</i>			Ep
<i>Lontra provocax</i>	Vu	Ae	Ep
<i>Pteronura brasiliensis</i>	Vu	Ae	Pc
<i>Eira barbara</i>			Vu
<i>Procyon cancrivorus</i>			Vu
RODENTIA			
<i>Akodon aliquantulus</i>			Vu
<i>Andalgalomys roigi</i>			Vu
<i>Andalgalomys olrogi</i>			Vu
<i>Notiomys edwardsii</i>			Vu
<i>Salinomys delicatus</i>			Vu

Cuadro 3. Continuación...

Especie	UICN 1996	Reca <i>et al.</i> 1996	Díaz y Ojeda 2000
<i>Bibimys chacoensis</i>			Vu
<i>Bibimys torresi</i>			Vu
<i>Microcavia shiptoni</i>			Vu
<i>Dolichotis patagona</i>			Vu
<i>Chinchilla brevicaudata</i>	I	Ae	Pc
<i>Lagidium wolffsohni</i>			Ep
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>			Vu
<i>Coendou bicolor</i>			Vu
<i>Coendou prehensilis</i>			Vu
<i>Sphiggurus spinosus</i>			Vu
<i>Ctenomys azarae</i>			Vu
<i>Ctenomys bergi</i>			Vu
<i>Ctenomys bonettoi</i>		Vu	Vu
<i>Ctenomys colburni</i>			Ep
<i>Ctenomys dorbignyi</i>			Ep
<i>Ctenomys emilianus</i>			Vu
<i>Ctenomys osvaldoreigi</i>			Ep
<i>Ctenomys perrensi</i>			Vu
<i>Ctenomys pundti</i>			Ep
<i>Ctenomys roigi</i>			Pc
<i>Ctenomys rosendopascuali</i>			Vu
<i>Ctenomys saltarius</i>			Vu
<i>Ctenomys sociabilis</i>		Vu	Pc
<i>Ctenomys tuconax</i>			Vu
<i>Ctenomys tucumanus</i>			Vu
<i>Ctenomys validus</i>			Pc
<i>Ctenomys yolandae</i>			Vu
<i>Aconaemys sagei</i>		Vu	Vu
<i>Octodon bridgesi</i>			Vu
<i>Octomys mimax</i>			Vu
<i>Tympanoctomys barrerae</i>	Vu		Vu

Cuadro 3. Continuación...

Especie	UICN 1996	Reca <i>et al.</i> 1996	Díaz y Ojeda 2000
PERISSODACTYLA			
<i>Tapirus terrestris</i>		Vu	Ep
ARTIODACTYLA			
<i>Vicugna vicugna</i>	Vu	Vu	Pm
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	Ic	Ae	Ep
<i>Blastocerus dichotomus</i>	Vu	Ae	Ep
<i>Hippocamelus antisensis</i>	Vu	Ae	Ep
<i>Hippocamelus bisulcus</i>	Ep	Ae	Ep
<i>Mazama nana</i>			Vu
<i>Catagonus wagneri</i>	Ep	Ae	Vu
<i>Tayassu pecari</i>		Vu	Pv
ODONTOCETI			
<i>Pontoporia blainvillei</i>			Vu
<i>Balaenoptera borealis</i>		Vu	Vu
<i>Balaenoptera musculus</i>		Vu	Ep
<i>Balaenoptera physalus</i>		Vu	Vu
<i>Megaptera novaeangliae</i>		Vu	Vu
MYSTICETI			
<i>Enbalaena australis</i>		Vu	Vu

bosque, medanización, erosión, sobresedimentación en depresiones y salinización por riego. Es el ecosistema con los procesos más agudos de desertificación de América (Morello, 1985). Incendios naturales y provocados son otro de los grandes problemas de este ambiente. La degradación de este bioma árido ha tenido un impacto importante en las distribuciones geográficas originales de varios grupos de mamíferos (Roig, 1991). A pesar de esto, el desierto del Monte no ha sido considerado como amenazado en las últimas evaluaciones del estado de conserva-

ción de eco-regiones de América Latina (Dinerstein *et al.*, 1995). Este bioma sólo presenta protegido el 3.3% de su superficie (Bárbaro, 1994).

Finalmente, la Puna y Prepuna presentan un elevado sobrepastoreo por rebaños mixtos (vacunos, ovinos y camélidos), alta explotación de leñosas, y además existen procesos de desertificación, salinización y erosión en pendientes cultivadas. Los camélidos autóctonos (*Lama guanicoe* y *L. vicugna*) y el roedor pilífero (*Chinchilla brevicaudata*), antes abundantes en este ambiente, no han recuperado sus poblaciones fuera de las áreas protegidas, que cubren una superficie del 5.3% (Bárbaro, 1994).

Estrategias para la conservación

Las acciones y herramientas para el mantenimiento y recuperación de la diversidad de mamíferos, dependerán de los niveles de organización biológica y criterios que dirijan y sirvan de base a estos esfuerzos.

Teniendo en cuenta como criterio el número de especies de cada bioma, las principales unidades de conservación deberían corresponder a los biomas más ricos en especies, como son los bosques subtropicales semiáridos y húmedos del Chaco, selva de Yungas y selva Paranense. Con base en este criterio, se calculó el índice de conservación por riqueza específica de cada bioma (IRSPPB), consistente en el porcentaje de especies presentes en cada bioma, con respecto al bioma de máxima riqueza (Fig. 5). Si comparamos la superficie protegida de cada bioma con el IRSPPB, se observa que los bosques subtropicales semiáridos y húmedos (Chaco, selvas Paranense y Yungas), la Pampa, el Monte y la Patagonia son áreas escasamente protegidas. Por otro lado, en relación a las especies de mamíferos endémicos calculamos un índice de riqueza de endemismos por bioma (IRENDB), el cual consiste en el porcentaje de especies endémicas exclusivas presentes en cada bioma con respecto al bioma de máxima riqueza de endemismos (Monte). Los resultados indican que las prioridades de conservación deberían enfocarse en los biomas áridos y semiáridos del Monte, Chaco, Patagonia y la Pampa. Esta visión se enmarca en la línea argumental de Mares (1992) y en una aproximación más moderna de conservación de ecorregiones (Smith, 1996). Asimismo, la selva de Yungas ocupa un lugar destacado como área con alto número de endemismos. Es importante destacar que las superficies protegidas de cada bioma no responden al criterio de conservación de endemismos (Fig. 5).

Finalmente, y teniendo en cuenta que la conservación de los endemismos es responsabilidad exclusiva del país, estimamos el índice de prioridades de conservación por bioma (IPB) ponderando los endemismos, el grado de vulnerabilidad de

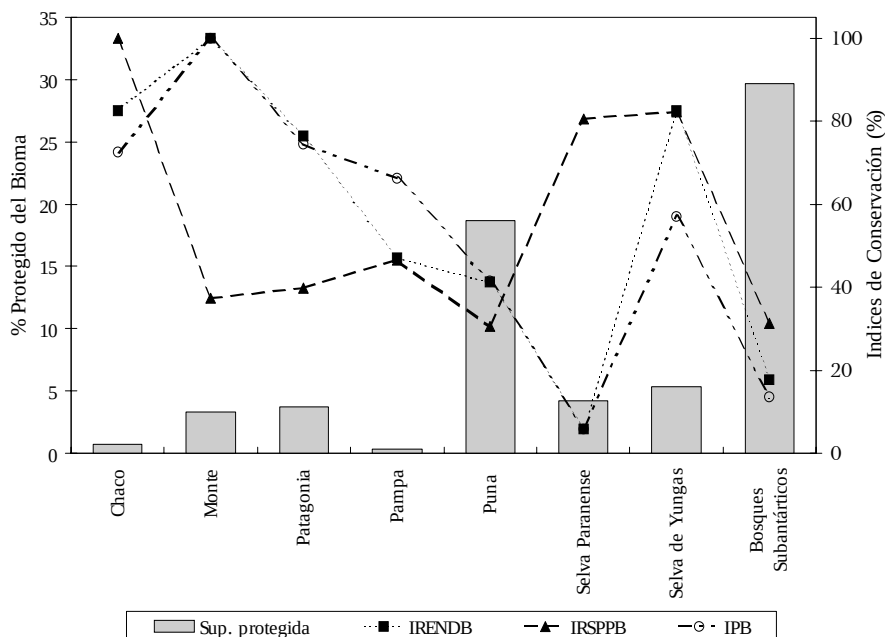


Figura 5. Superficie protegida de cada bioma de la Argentina (Bárbaro, 1994) y prioridades de conservación de cada bioma según el índice de conservación por riqueza específica de cada bioma (IRSPPB); índice de riqueza de endemismos por bioma (IRENDDB); e índice de prioridades de conservación por bioma (IPB), que considera los endemismos, el grado de vulnerabilidad de cada uno de ellos (Reca *et al.*, 1996) y su singularidad taxonómica (Galliari y Goin, 1993).

cada uno de ellos (índice SUMIN, ver Reca *et al.*, 1996) e incorporando valoraciones específicas a partir de métodos filogenéticos (Morrone y Crisci, 1993; Vane-Wright *et al.*, 1991), con el fin de considerar su singularidad taxonómica. Así, utilizando el método filogenético, Galliari y Goin (1993) calcularon un "índice de endemismo temporal" (iT) para las familias de mamíferos sudamericanos (no voladores), que refleja la antigüedad de los distintos linajes en América del Sur.



Figura 6. Los biomas áridos y semiáridos presentan los mayores endemismos exclusivos de Argentina. En la foto vemos una zona transicional de salares entre el desierto del Monte y el desierto patagónico, en el sur de la provincia de Mendoza. En primer plano arbustos del género *Atriplex* (Foto: G. B. Díaz).

El IPB se calculó de acuerdo a las siguiente fórmula:

$$\text{IPB} = \sum \text{SUMIN} \times \text{iT}$$

donde, SUMIN = índice de vulnerabilidad por especies (ver Reca *et al.*, 1994, 1996) restando su valor de “singularidad taxonómica” debido a que este valor está incorporado en el iT (Galliari y Goin, 1993). El SUMIN integra distintos parámetros referidos a la biología y distribución de las especies argentinas.

Los resultados de aplicar este índice (IPB) muestran que las prioridades de conservación corresponden a los biomas áridos y semiáridos del Monte, Chaco y Patagonia (Figs. 5-9). Con base en estos índices de conservación las prioridades actuales de conservación deberían estar enfocadas hacia los ambientes áridos y



Figura 7. La rata vizcacheta colorada, *Tympanoctomys barrerae* es un roedor octodontido endémico altamente especializado para la vida en ambientes xéricos de salitrales. Se alimenta principalmente de quenopodiáceas (por ejemplo de *Atriplex* sp), cuyas sales elimina antes de consumir (Foto: R. A. Ojeda).

semiáridos (Monte, Patagonia, Chaco), la Pampa y la Selva de Yungas (Figs. 10-11). Esto no significa que la Puna, el Bosque Subántartico y la Selva Paranense tengan ya garantizada la conservación de todas sus formas biológicas, pero sí que según este análisis los otros biomas son los que tienen sus faunas más amenazadas y sus superficies protegidas son mucho menores. La necesidad de conservación de las zonas áridas y semiáridas de Sudamérica ha sido propuesta por varios autores (Ceballos, 1995; Mares, 1992; Redford *et al.*, 1990).

Por otro lado, las prioridades de conservación a nivel específico se basan en dos documentos elaborados por especialistas en los distintos taxa de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM; cuadro 3). Uno de ellos (Reca *et al.*, 1996) se basa en el índice SUMIN y las categorías establecidas por la reglamentación de la Ley de Fauna mientras que el otro se basa en los criterios de UICN (Díaz



Figura 8. Los ecosistemas desérticos de altura, como las zonas andinas y puneñas, son superficies de gran extensión a lo largo de la cordillera de los Andes y han sido escenario de la radiación de un gran número de especies de roedores. La fotografía muestra la Laguna del Diamante y el volcán Maipo limitando con Chile (Foto: R. A. Ojeda).

y Ojeda, 2000). La categorización de Reca y colaboradores propone 37 especies amenazadas, mientras que Díaz y Ojeda listan 83 especies en esta categoría, o sea el 23% del total de mamíferos argentinos. Ambas listas, en general, son coincidentes y la diferencia en el número de especies amenazadas y vulnerables se debe a que Reca *et al.* (1996) utilizan como una categoría más la de “rara” (comprendida en la ley de fauna vigente) que no es contemplada actualmente por UICN. Ambas categorías destacan a los marsupiales, primates, carnívoros y ungulados como los grupos más amenazados. Finalmente, incluimos la categorización de UICN a nivel mundial (Baillie y Groombridge, 1996) para su comparación con las listas regionales.

COMENTARIOS FINALES

En los últimos años se ha profundizado y ampliado el conocimiento de la biología básica de los mamíferos de Argentina. La continuidad, consolidación y crecimiento



Figura 9. La "rata delicada", *Salinomys delicatus*, es una de las especies de roedores mridos endmico de Argentina. Su ocurrencia en los biomas del Monte y transicin Monte - Chaco est restringida a hbitats de salares y zonas arbustivas medanosas (Foto: R. A. Ojeda).

de las sociedades cientficas, como la SAREM y su revista "Mastozoologa Neotropical/Journal of Neotropical Mammalogy", y la Asociacin Mexicana de Mastozoologa y su "Revista Mexicana de Mastozoologa", entre otras, nos permiten vislumbrar un perodo estimulante en el campo de las investigaciones teriolgicas de Latinoamrica.

No obstante, la conflictiva situacin sistemtica para un gran nmero de especies, datos escasos y localizados de tamao poblacional, reas de extensin y ocurrencia pobremente conocidas, entre otros, son algunos de los aspectos a resolver con el fin de dar respuestas slidas para la conservacin de esta diversidad (Ojeda y Borghi, 1996). sta es una situacin compartida por gran parte de Amrica Latina. As, la informacin disponible de conocimientos sobre la historia natural de las especies no satisface en muchos casos los requerimientos exigidos para un adecuado empleo de los criterios de conservacin en uso, y muchas veces ayudan poco a valorar la situacin real de conservacin de la fauna neotropical. Las clasificaciones



Figura 10. La selva de Yungas es uno de los biomas subtropicales que se extiende por la margen oriental de los Andes y que alcanza su límite de distribución en el noroeste de Argentina. Se caracteriza por una gran riqueza de especies y endemismos. Constituye un corredor selvático para la distribución de un gran número de mamíferos de distribución amazónica (Foto: R. A. Ojeda).

orientadas a priorizar la conservación de los biomas neotropicales también adolecen de limitaciones en cuanto a las fuentes de información utilizadas, por lo que encontramos que distan mucho de reflejar la situación de conservación de los mismos. Esto se observa, particularmente, con algunos de los biomas áridos de Argentina, por ejemplo el desierto del Monte. Este hecho no debería significar la negativa de adoptar sistemas de clasificación vigentes, sino de discutir y elaborar a la par propuestas alternativas y complementarias (Ojeda y Borghi, 1996). Esto nos lleva a que se considere el financiamiento de estudios básicos en sistemática, biogeografía, ecología, entre otros, como una de las prioridades y grandes problemas a resolver (Ceballos, 1995; Galliari y Goin, 1993; Mares, 1982, 1986; Reig, 1991; Simonetti, 1997). De otro



Figura 11. Niños del Chaco y caparazones de "quirquincho bola", *Tolypentes matacus* en estacas. Los edentados del Chaco constituyen un componente importante en la dieta de los pobladores del lugar (Foto: R.A. Ojeda).

modo, en la medida que la planificación de la conservación de la biodiversidad se base en información incompleta y atomizada el éxito será limitado.

ABSTRACT

Argentina is the most extensive temperate country in South America. The wide expanse of its continental area (2,779,741 km²), as well as its varied topographical, climatic and vegetational features, are essential to the formation of one of the most diverse mammal faunas in the southern Neotropics. Argentina shows a wide range of macrohabitats across elevation and climatic gradients, from 7,000 masl to the coastal plains, and from subtropical to polar climates. Among them are the subtropical forests belonging to the Amazonian domain (Yungas and Paranense forests), the Monte Desert, the Chacoan forest and savanna, the humid Pampean grasslands, the cold deserts of Patagonia and Puna, and the humid Subantarctic *Nothofagus* forest, belonging to the Subantarctic domain.

Mammals in Argentina belong to two major biogeographic units: the Brazilian and the Patagonian subregions. The former contributes the tropical elements of the Amazon basin which reach their southern distribution in northern Argentina, particularly through the Yungas and Paranense forests. The Patagonian subregion, on the other hand, has the cosmopolitan and autochthonous temperate elements, typical of the arid and semiarid landscapes of the region. The concurrence of tropical and temperate groups, and "old" and modern mammal lineages, results in a scenario of great diversity in South America.

The mammal fauna in Argentina is composed of 15 orders, 43 families, 179 genera and 365 species. Of the total families, 20 are endemic to the Neotropical region. Hystricognath rodents contribute 10 families. The other 10 families are distributed among Microbiotheria (1), Didelphimorphia (2), Paucituberculata (1), Cingulata (1), Vermilingua (1), Tardigrada (1), Chiroptera (2), and Primates (1).

The highest richness, at the genus level, is found in rodents (61 genera) which, along with bats and carnivores, amount to more than 60% of the existing genera. As for species, 36 are marine mammals, while 57 and 263 are volant and non-volant mammals respectively.

Species density over the continental area is 1.15×10^{-4} species/km². Species/area relationship shows that species richness is higher in Argentina than in Australia, while species density in Argentina is 6 times as high as that in North America. In contrast, bat species richness is remarkably lower than it is in other South American countries like Venezuela, Colombia and Peru. This pattern may be explained by the greater habitat complexity of tropical forests, which occupy only a small area in Argentina.

The highest species richness is found in the Chacoan region (118 species), followed by the humid subtropical forests (Yungas, 97, and Paranense, 95). The biomes exhibiting the lowest species richness are the Puna desert (36 species) and the Subantarctic forest (37 species). The total number of mammal species is significantly correlated with macrohabitat heterogeneity.

Therefore, mammal diversity in each biome could be accounted for, in the first place, by its heterogeneity, and secondly by its areal extent.

The similarity analysis among mammal assemblages of the different biomes shows five groups. One of them corresponds to the fauna of warm and cold deserts (Monte and Patagonia); another one is related to the semiarid and humid biomes (Chaco, Pampa and Yungas forest). The three remaining groups correspond to the cold Puna desert, the Paranense forest, and the Subantarctic forest.

The number of species endemic to Argentina is 77 (24%). The biome showing the highest endemism is the Monte Desert, followed by the Chacoan and Yungas forests. The Patagonian desert shows a high number of endemic species as well. The Paranense forest, despite its high species richness, exhibits the lowest endemism.

Mammals in Argentina show contracted distribution ranges, local extinction, fragmentation and reduced populations. An accelerated habitat degradation and a strong hunting pressure stand out among the causative factors. The disappearance of forest corridors along the major northern rivers, logging of forests, extensive agriculture, overgrazing, livestock mismanagement, salinization, the advance of agricultural frontiers, road opening, and oil exploration are, among others, the causes of landscape deterioration.

Taking the number of species in each biome as the criterion for conservation, the main conservation units should correspond to species-rich macrohabitats such as the subtropical and semiarid Chacoan, Yungas and Paranense forests. Based on this criterion most of the biomes in Argentina are poorly protected. On the other hand, considering the number of endemic species, conservation priorities should focus on both arid-semiarid (Monte, Chaco, Patagonia) and humid (Pampas, Yungas) biomes. Finally, the index of conservation priorities for each biome [IPB: taking into account endemism, vulnerability and taxonomic singularity] evidences that conservation priorities are most urgent in the Monte, Chaco, Patagonia, Pampa and Yungas biomes. This by no means implies that conservation of biodiversity in Puna, Subantarctic or Paranense forests is already fully guaranteed.

Reca *et al.* (1996) proposed 37 endangered mammal species for Argentina, while Díaz and Ojeda (2000) includes 83 species. Both classifications agreed on highlighting marsupials, primates, carnivores and ungulates as the most vulnerable taxa. Some of the issues to be addressed to give solid answers to biodiversity conservation are the conflicting taxonomic status of a large number of species, the few and localized data on population abundance, and the poorly known areas of extension and occurrence. This situation is shared by most Latin American countries. The current available information on natural history does not meet, in most cases, the requirements demanded by international conservation organizations on evaluating the categories of threat faced by the mammals of Argentina. Unless some of these issues are timely resolved, large part of the Neotropical biodiversity will eventually be lost.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la lectura y comentarios de R. Barquez, S. Pereyra, C. Campos y S. M. Giannoni. El presente trabajo fue realizado con el apoyo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Argentina (CONICET) y el Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA).

LITERATURA CITADA

- Aprile, G. y D. Chicco. 1999. Nueva especie exótica de mamífero en la Argentina: la ardilla de vientre rojo (*Callosciurus erythraeus*). *Mastozoología Neotropical*, 6:7-14.
- Arita, H.T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-128, en: *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (R.A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Publicaciones Especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología, México, D.F.
- Baillie, J. y B. Groombridge. 1996. *1996 IUCN red list of threatened animals*. IUCN, Gland, Suiza.
- Bárbaro, N.O. 1994. *Perfil ambiental de la República Argentina*. Comité de Miembros Argentinos de la UICN, Buenos Aires.
- Barquez, R.M. 1987. *Los murciélagos de Argentina*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Barquez, R.M., M.A. Mares y R.A. Ojeda. 1991. *Mammals of Tucuman-Los mamíferos de Tucuman*. Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.
- Barquez, R.M., N.P. Gianinni y M.A. Mares. 1993. *Guide to the bats of Argentina*. Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.
- Beccaceci, M.D. 1996. Dieta del ciervo de los pantanos, *Blastocerus dichotomus*, en la Reserva del Iberá, Corrientes, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 3:193-197.
- Bertonatti, C.C. 1991. *Diagnóstico actual del comercio de fauna silvestre en Argentina*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bosso, A., G. Gil y A. Parera. 1991. *Impacto de la represa Yacyreta sobre los mamíferos locales*. Informe, VII Jornadas Argentinas de Mastozoología, Mendoza.
- Branch, L.C., D. Villarreal, A. Sosa, M. Pessino, M. Machicote, P. Lerner, P. Borraz, M. Urioste y S.L. Hierro. 1994. Estructura de las colonias de vizcacha y problemas asociados con la estimación de la densidad poblacional en base a la actividad de las vizcacheras. *Mastozoología Neotropical*, 1:135-142.
- Braun, J.K. 1993. *Systematic relationships of the tribe Phyllotini (Muridae: Sigmodontinae) of South America*. Special Publications, Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.
- Braun, J.K. y M.A. Mares. 1995. A new genus and species of phyllotine rodent (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae: Phyllotini) from South America. *Journal of Mammalogy*, 76:504-524.

- Braun, J.K., M.A. Mares y R.A. Ojeda. 2000. A new species of grass mouse, genus *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), from Mendoza Province, Argentina. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 65:216-225.
- Bucher, E. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60:265-273.
- Cabrera, A. y A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Monografía No. 13. Serie Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- Cabrera, A.L. 1976 *Regiones fitogeográficas Argentinas*. Segunda edición. ACME, Buenos Aires.
- Cajal, J.L. 1986. *El recurso fauna en Argentina. Antecedentes y cuadro de situación actual*. Ministerio de Educación y Justicia, Secretaría de Ciencia y Técnica (SECYT), Buenos Aires.
- Cajal, J.L. 1991. An integrated approach to the management of wild camelids in Argentina. Pp. 305-321, en: *Latin American Mammalogy* (M.A. Mares y D. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Cajal, J.L. y S. Puig. 1992. Section 2. Country Reports. Argentina. Pp. 5-9, en: *South American camelids action plan for their conservation* (H. Torres, ed.). UICN/CSE South American Camelid Specialist Group, Gland, Suiza.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220, en: *Seasonally Dry Tropical Forests* (S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Crespo, J.A. 1982. Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Ecología*, 3:45-162.
- Chebez, J.C. 1994. *Los que se van*. Albatros, Buenos Aires.
- Chebez, J.C. 1996. *Fauna Misionera*. Monografía 5. LOLA, Buenos Aires.
- Dalby, P.L. 1975. Biology of pampa rodents, Balcarce area, Argentina. *Publications Museum, Michigan State University (Biological Series)*, 5:153-271.
- Díaz, G.B. y R.A. Ojeda (Eds.). 2000. *Libro rojo de los mamíferos y aves amenazados de Argentina*. Sociedad Argentina para el estudio de los Mamíferos, Mendoza.
- Díaz, M.M., R.M. Barquez, J.K. Braun y M.A. Mares. 1999. A new species of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), from Northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy*, 80:786-798.
- Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Pimm, M.P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecoregiones terrestres de América Latina y el Caribe*. Banco Mundial-WWF, Washington, D.C.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The Mammalian Radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation and behavior*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Fleming, T.H. 1973. Number of mammal species in North and Central American forest communities. *Ecology*, 54:555-563.
- Freiser, R.H. 1998. Vertebrate species richness at the mesoscale: relative roles of energy and heterogeneity. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7:215-220.

- Galliari, C.A. y F.J. Goin. 1993. Conservación de la biodiversidad en la Argentina: el caso de los mamíferos. Pp. 367-400, en: *Elementos de Política Ambiental*. (F. Goin y R. Goñi, eds.). Honorable Cámara de Diputados de la Provincia de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Galliari, C.A., U.F.J. Pardiñas y F.J. Goin. 1996. Lista comentada de los mamíferos de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 3:39-62.
- Gruss, J.X. y T. Waller. 1988. *Diagnóstico y recomendaciones sobre la administración de recursos silvestres en Argentina: la década reciente*. TRAFFIC Sudamérica, Buenos Aires.
- Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Neotropical mammals. *Fieldiana Zoology, New Series*, 36:581-620.
- Hershkovitz, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431, en: *Evolution, mammals, and southern continents* (A. Keast, F.C. Erk y B. Glass, eds.). State University of Nueva York Press, Albany, Nueva York.
- Hershkovitz, P. 1992. The South American gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* Gardner y Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): A taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana Zoology, New Series*, 70:1-56.
- Honacki, J.H., K.E. Kinman y J.W. Koepl (eds). 1982. *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Allen Press and Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas.
- Lichter, A. y Hooper, A. 1984. *Guía para el reconocimiento de cetáceos del Mar Argentino*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Mares, M.A. 1982. The scope of South American mammalian biology: Perspectives on a decade of research. Pp. 1-27, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Mares, M.A. 1986. Conservation in South America: problems, consequences and solutions. *Science*, 233:734-739.
- Mares, M.A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science*, 255:976-979.
- Mares, M.A. y J.K. Braun. 1996. A new species of phyllotine rodent, genus *Andalgalomys* (Muridae: Sigmodontinae) from Argentina. *Journal of Mammalogy*, 77:928-941.
- Mares, M.A. y J.K. Braun. 2000. Three new species of *Brusepattersonius* from Misiones Province, Argentina. *Occasional Papers of Oklahoma Museum of Natural History*, 9:1-13.
- Mares, M.A. y R.A. Ojeda. 1984. Faunal commercialization and conservation in South America. *Bioscience*, 34:580-584.
- Mares, M.A., J.K. Braun, R.M. Barquez y M. Díaz. 2000. Two new genera and species of halophytic desert mammals from isolated salt flats in Argentina. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 203:1-27.
- Mares, M.A., R.A. Ojeda y R.M. Barquez. 1989. *Guide to the mammals of Salta Province, Argentina*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.

- Martín, C. E. 1992. Panorama de la conservación. *Ciencia Hoy*, 19:59-64.
- Massoia, E. y J.C. Chebez. 1993. *Mamíferos silvestres del Archipiélago Fueguino*. LOLA, Buenos Aires.
- Monjeau, A., N. Bonino, y S. Saba. 1995. Annotated checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 1:143-156.
- Morello, J.A. 1985. *Grandes ecosistemas de Sudamérica*. Textos para Discusión. Fundación Bariloche, Bariloche.
- Morrone, J.J. y J.V. Crisci. 1993. El retorno de la historia y la conservación de la diversidad Biológica. Pp. 361-365, en: *Elementos de Política Ambiental* (F. Goin y R. Goñi, eds.). Honorable Cámara de Diputados de la Provincia de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Novacek, M.J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, 356:121-125.
- Novaro, A. 1995. Sustainability of harvest of culpeo foxes in Patagonia. *Oryx*, 29:18-22.
- Novaro, A. y Funes, M.C. 1994. Impact of hunting on Argentinian foxes. *Canid News*, 2:19-20.
- Ojeda, R.A. y M.A. Mares. 1982. Conservation of South American mammals: Argentina as a paradigm. Pp. 505-521, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H. H.Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Ojeda, R.A. y M.A. Mares. 1984. La degradación de los recursos naturales y la fauna silvestre en Argentina. *Interciencia*, 9:21-26.
- Ojeda, R.A. y M.A. Mares. 1989a. A biogeographic analysis of the mammals of Salta province, Argentina: patterns of species assemblage in the Neotropics. *Special Publications, The Museum, Texas Tech University*, 27:1-66.
- Ojeda, R.A. y M.A. Mares. 1989b. The biodiversity issue and Latin America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62:185-191.
- Ojeda, R.A., y C.E. Borghi. 1996. Especies y biomas amenazados: su priorización para la conservación. *Mastozoología Neotropical*, 3:131-132.
- Olrog, C.C. 1980. La situación presente de los carnívoros y ungulados argentinos. *Primera Reunión Iberoamericana Zoología Vertebrados*, 1:619-623.
- Olrog, C.C. y M. Lucero. 1981. *Guía de los mamíferos Argentinos*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- Pascual, R. 1996. Late Cretaceous-Recent land-mammals. An approach to South American geobiotic evolution. *Mastozoología Neotropical*, 3:133-153.
- Pearson, O. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanin National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 2:99-148.
- Puig, S. 1995 (ed.). *Técnicas para el manejo del Guanaco*. Grupo de Camélidos Sudamericanos, Comisión de Supervivencia. UICN, Gland, Suiza.
- Rabinovich, J.E. y E.H. Rapoport. 1975. Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography*, 2:141-157.

- Rapoport, E.H. 1992. Lo que se pierde. *Ciencia Hoy*, 17:62-63.
- Reca, A.R., C. Úbeda, y D. Grigera. 1994. Conservación de la fauna de tetrápodos. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical*, 1:17-28.
- Reca, A.R., C. Úbeda, y D. Grigera. 1996. Prioridades de conservación de los mamíferos de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 3:87-117.
- Redford, K.H. y J.F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics. The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. Volume 2. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- 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.
- Reig, O.A. 1981. *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de América del Sur*. Monografíae Naturae, Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia", Mar del Plata, Argentina.
- Reig, O.A. 1991. Backwardness, relevance, and ways of improvement of the biology of organic diversity in Latin America and the Caribbean. *Intervención*, 16:272-274.
- Roig, V.G. 1991. Desertification and distribution of mammals in the southern cone of South America. Pp. 239-279, en: *Latin American Mammalogy* (M.A. Mares y D. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Rood, J.P. 1972. Ecological and behavioral comparisons of three genera of argentine caviés. *Animal Behaviour Monographs*, 5:1-83.
- Sarmiento, G. 1975. The dry plant formations of South America under floristic connections. *Journal of Biogeography*, 2:233-251.
- Schofield, C.J. y E. Bucher. 1986. Industrial contributions to desertification in South America. *Trends in Ecology and Evolution*, 1:78-80.
- Simonetti, J.A. 1997. Diversidad neotropical y cooperación regional. *Mastozoología Neotropical*, 4:3-4.
- Smith, K. 1996. Rare habitats vie for protection. *Science*, 274:916-918.
- Steppan, S.J. 1993. Phylogenetic relationships among the Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) using morphological characters. *Journal of Mammalian Evolution*, 1:187-214.
- Steppan, S.J. 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia, Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana Zoology, New Series*, 1464:1-112.
- Taber, A. 1987. *The behavioural ecology of the Mara, Dolichotis patagonum*. Tesis Doctoral, Universidad de Oxford, Oxford.
- Taber, A. 1991. The status and conservation of the Chacoan peccary in Paraguay. *Oryx*, 3:147-155.
- Theiler, G.R., R.H. Ponce, R.E. Fretes y A. Blanco . 1999. Reproductive barriers between the 2N=42 and 2N=36-38 cytotype of *Graomys* (Rodentia: Muridae). *Mastozoología Neotropical*, 6:129-133.
- Tiranti, S.I. 1998. Cytogenetics of *Graomys griseoflavus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Central Argentina. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 63:32-36.

- Vane-Wright, R.I., C.J. Humphries y P.H. Williams. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55:235-254.
- Vervoorst, F. 1979. La vegetación del noroeste argentino y su degradación. *Serie Conservación de la Naturaleza*, 1. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina:1-9.
- Vizcaíno, S.F. 1995. Identificación específica de las “mulitas”, género *Dasybus* L. (Mammalia, Dasyproctidae), del noroeste argentino. Descripción de una nueva especie. *Mastozoología Neotropical*, 2:5-13.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Second edition. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Zunino, G.E., O. B. Vaccaro, M. Canevari, y A.L. Gardner. 1995. Taxonomy of the genus *Lyncalopex* (Carnivora: Canidae) in Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 108:727-747.

Apéndice. Lista de mamíferos de Argentina. Referencias: (*) especies endémicas; (A) familias endémicas de la región Neotropical; (●) especies no incorporadas en los análisis del texto (ej. riqueza, endemismos, otros) por haber sido descritas con posterioridad a la terminación del manuscrito.

MICROBIOTHERIA

Familia Microbiotheriidae (A)

Dromiciops gliroides

DIDELPHIMORPHIA

Familia Didelphidae (A)

Gracilinanus agilis

Gracilinanus microtarsus

Lestodelphys halli *

Micoureus constantiae

Micoureus demerarae

Thylamys elegans

Thylamys pusillus

Thylamys venustus

Monodelphis dimidiata

Monodelphis sorex

Monodelphis iberingi

Monodelphis scalops

Metachirus nudicaudatus

Chironectes minimus

Didelphis albiventris

Didelphis aurita

Lutreolina crassicaudata

Philander opossum

Familia Caluromyidae (A)

Caluromys lanatus

PAUCITUBERCULATA

Familia Caenolestidae (A)

Rhyncholestes raphanurus

CINGULATA

Familia Dasypodidae (A)

Dasypus hybridus

Dasypus novemcinctus

Dasypus septemcinctus

Dasypus yepesi *

Chaetophractus nationi

Chaetophractus vellerosus

Chaetophractus villosus

Euphractus sexcinctus

Zaedyus pichiy

Tolypentes matacus

Cabassons chacoensis

Cabassons tatouay

Priodontes maximus

Chlamyphorus truncatus *

Calyptophractus retusus

VERMILINGUA

Familia Myrmecophagidae (A)

Myrmecophaga tridactyla

Tamandua tetradactyla

TARDIGRADA

Familia Megatheriidae (A)

Bradyus variegatus

CHIROPTERA

Familia Noctilionidae (A)

Noctilio albiventris

Noctilio leporinus

 Apéndice. Continuación...

Familia Phyllostomidae (A)

Chrotopterus auritus
Macrophyllum macrophyllum
Tonatia bidens
Anoura caudifer
Glossophaga soricina
Carollia perspicillata
Artibeus fimbriatus
Artibeus lituratus
Artibeus planirostris
Platyrrhinus lineatus
Pygoderma bilabiatum
Sturnira lilium
Sturnira erythromos
Sturnira oporaphilum
Vampyressa pusilla
Desmodus rotundus
Diaemus youngi
 ● *Micronycteris* sp.

Familia Vespertilionidae

Eptesicus brasiliensis
Eptesicus diminutus
Eptesicus furinalis
Histiotus macrotus
Histiotus montanus
Histiotus velatus
Histiotus magellanicus
Lasiurus blosevillii
Lasiurus cinereus
Lasiurus ega
Lasiurus varius
Myotis aelleni *
Myotis albescens
Myotis chiloensis
Myotis keaysi

*Myotis levis**Myotis nigricans**Myotis riparia**Myotis ruber**Myotis sima*

Familia Molossidae

Eumops auripendulus
Eumops bonariensis
Eumops dabbenei
Eumops glaucinus
Eumops patagonicus
Eumops perotis
Molossops neglectus
Molossops temminckii
Cynomops abrasus
Cynomops paranus
Cynomops planirostris
Molossus ater
Molossus molossus
Nyctinomops laticaudatus
Nyctinomops macrotis
Promops centralis
Promops nasutus
Tadarida brasiliensis

PRIMATES

Familia Cebidae (A)

Alouatta caraya
Alouatta guariba
Aotus azarae
Cebus apella

CARNIVORA

Familia Felidae

Herpailurus yaguaroundi

 Apéndice. Continuación...

Leopardus pardalis
Leopardus tigrinus
Leopardus wiedii
Lynchailurus pajeros
Oncifelis geoffroyi
Oncifelis guigna
Oreailurus jacobita
Puma concolor
Panthera onca

Familia Canidae

Cerdocyon thous
Chrysocyon brachyurus
Lycalopex culpaeus
Lycalopex gymnocercus
Lycalopex inca
Speothos venaticus

Familia Mustelidae

Lontra felina
Lontra longicaudis
Lontra provocax
Pteronura brasiliensis
Conepatus chinga
Conepatus humboldtii
Eira barbara
Galictis cuja
Galictis vittata
Lyncodon patagonicus

Familia Otariidae

Arctocephalus australis
Arctocephalus gazella
Arctocephalus tropicalis
Otaria flavescens

Familia Phocidae

Hydrurga leptonyx
Leptonychotes weddelli
Lobodon carcinophagus
Mirounga leonina
Ommatophoca rossi

Familia Procyonidae

Nasua nasua
Procyon cancrivorus

RODENTIA

Familia Sciuridae

Sciurus aestuans
Sciurus ignitus

Familia Muridae

Abrothrix andinus
Abrothrix illuteus *
Abrothrix lanosus
Abrothrix longipilis
Abrothrix mansoensis *
Abrothrix olivaceus
Abrothrix sanborni
Abrothrix xanthorhinus
Akodon albiventer
 ● *Akodon aliquantulus* *
Akodon alterus *
Akodon azarae
Akodon cursor
Akodon dolores *
Akodon iniscatus *
Akodon leucolimnaeus *
Akodon molinae *

 Apéndice. Continuación...

<i>Akodon neocenus</i> *	<i>Oligoryzomys delticola</i>
<i>Akodon nucus</i> *	<i>Oligoryzomys flavescens</i>
<i>Akodon oinos</i> *	<i>Oligoryzomys magellanicus</i>
<i>Akodon puer</i>	<i>Oligoryzomys microtis</i>
<i>Akodon simulator</i>	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>
<i>Akodon spegazzinii</i> *	<i>Oligoryzomys tarsonigro</i>
<i>Akodon toba</i>	<i>Oryzomys ratticeps</i>
<i>Blarinomys breviceps</i>	<i>Oryzomys legatus</i>
● <i>Brucepattersonius paradisus</i> *	<i>Oryzomys intermedius</i>
● <i>Brucepattersonius misionensis</i> *	<i>Pseudoryzomys simplex</i>
● <i>Brucepattersonius guarani</i> *	<i>Rhipidomys austrinus</i>
<i>Chelemys macronyx</i>	<i>Andalgalomys olrogi</i> *
<i>Chrocomys jelskii</i>	<i>Andalgalomys roigi</i> *
<i>Deltamys kemp</i>	<i>Andinomys edax</i>
<i>Geoxus valdivianus</i>	<i>Auliscomys sublimis</i>
<i>Hypsomys budini</i> *	<i>Calomys callidus</i>
<i>Necomys benefactus</i>	<i>Calomys callosus</i>
<i>Necomys lactens</i> *	<i>Calomys laucha</i>
<i>Necomys lasiurus</i>	<i>Calomys lepidus</i>
<i>Necomys linguarum</i>	<i>Calomys musculus</i>
<i>Necomys obscurus</i>	<i>Calomys tener</i>
<i>Necomys temchuki</i> *	<i>Calomys venustus</i>
<i>Notiomys edwardsii</i> *	<i>Eligmodontia marica</i> *
<i>Oxymycterus akodontius</i> *	<i>Eligmodontia moreni</i> *
<i>Oxymycterus iberingi</i>	<i>Eligmodontia morgani</i> *
<i>Oxymycterus misionalis</i>	<i>Eligmodontia puerulus</i>
<i>Oxymycterus paramensis</i>	<i>Eligmodontia typus</i>
<i>Oxymycterus rufus</i>	<i>Euneomys chinchilloides</i>
<i>Thaptomys nigrita</i>	<i>Euneomys mordax</i>
<i>Delomys dorsalis</i>	<i>Euneomys petersoni</i> *
<i>Holochilus brasiliensis</i>	● <i>Graomys centralis</i> *
<i>Holochilus chacarius</i>	<i>Graomys domorum</i>
<i>Nectomys squamipes</i>	<i>Graomys griseoflavus</i>
<i>Oecomys concolor</i>	<i>Irenomys tarsalis</i>
<i>Oligoryzomys chacoensis</i>	<i>Loxodontomys micropus</i>

 Apéndice. Continuación...

<i>Neotomys ebriosus</i> *	<i>Lagidium wolffsohni</i>
<i>Phyllotis bonariensis</i> *	<i>Lagostomus maximus</i>
<i>Phyllotis caprina</i> *	
<i>Phyllotis osilae</i>	Familia Dasyproctidae (A)
<i>Phyllotis xanthopyga</i>	<i>Dasyprocta azarae</i>
<i>Reithrodon auritus</i>	<i>Dasyprocta punctata</i>
<i>Salinomys delicatus</i> *	
<i>Bibimys chacoensis</i> *	Familia Echimyidae (A)
<i>Bibimys torresi</i> *	<i>Kannabateomys amblyomys</i>
<i>Bibimys labiosus</i>	<i>Euryzgomatomys spinosus</i>
<i>Kunsia fronto</i>	
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Familia Erethizontidae (A)
	<i>Coendou bicolor</i>
INCERTAE SEDIS	<i>Coendou prebensilis</i>
	<i>Sphiggurus spinosus</i>
<i>Abramayaomys ruschii</i>	
Familia Agoutidae (A)	Familia Hydrochaeridae (A)
<i>Agouti paca</i>	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>
Familia Caviidae (A)	Familia Myocastoridae (A)
<i>Cavia aperea</i>	<i>Myocastor coypus</i>
<i>Cavia tschudii</i>	
<i>Galea musteloides</i>	Familia Octodontidae (A)
<i>Microcavia australis</i>	<i>Ctenomys argentinus</i> *
<i>Microcavia shiptoni</i> *	<i>Ctenomys australis</i> *
<i>Dolichotis patagona</i> *	<i>Ctenomys azarae</i> *
<i>Pediolagus salinicola</i>	<i>Ctenomys barbarus</i> *
	<i>Ctenomys bergi</i> *
Familia Abrocomidae (A)	<i>Ctenomys bonettoi</i> *
<i>Abrocoma cinerea</i>	<i>Ctenomys budini</i> *
	<i>Ctenomys colburni</i> *
Familia Chinchillidae (A)	<i>Ctenomys coludo</i>
<i>Chinchilla brevicaudata</i>	<i>Ctenomys dorbignyi</i> *
<i>Lagidium viscacia</i>	<i>Ctenomys emilianus</i> *
	<i>Ctenomys eremophilus</i> *

 Apéndice. Continuación...

Ctenomys famosus *
Ctenomys fochi *
Ctenomys baigi *
Ctenomys johannis
Ctenomys juris *
Ctenomys knighti *
Ctenomys latro *
Ctenomys magellanicus
Ctenomys maullinus
Ctenomys mendocinus *
Ctenomys occultus *
Ctenomys opimus
Ctenomys pearsoni
Ctenomys perrensi *
Ctenomys pilariensis
Ctenomys pontifex *
Ctenomys porteousi *
Ctenomys pundi *
Ctenomys rionegrensis
Ctenomys roigi *
Ctenomys saltarius *
Ctenomys sericeus *
Ctenomys sociabilis *
Ctenomys sylvanus *
Ctenomys talarum *
Ctenomys tuconax *
Ctenomys tucumanus *
Ctenomys tulduco *
Ctenomys validus *
Ctenomys viperinus *
Ctenomys yolandae *
Octodontomys gliroides
Aconaemys fuscus
Aconaemys porteri
Aconaemys sagei

Octodon bridgesi
Octomys mimax *
 ● *Pipanacoctomys aureus* *
 ● *Salinoctomys loschalchalerosorum* *
Tympanoctomys barrerae *

LAGOMORPHA

Familia Leporidae

Sylvilagus brasiliensis

PERISSODACTYLA

Familia Tapiridae

Tapirus terrestris

ARTIODACTYLA

Familia Camelidae

Lama guanicoe

Vicugna vicugna

Familia Cervidae

Ozotoceros bezoarticus
Blastocerus dichotomus
Hippocamelus antisensis
Hippocamelus bisulcus
Mazama americana
Mazama gouazoubira
Mazama nana
Pudu puda

Familia Tayassuidae

Catagonus wagneri
Tayassu pecari
Tayassu tajacu

 Apéndice. Continuación...

ODONTOCETI

Familia Platanistidae

Pontoporia blainvillei

Familia Delphinidae

*Cephalorhynchus commersonii**Delphinus delphis**Grampus griseus**Lagenorhynchus cruciger**Lagenorhynchus obscurus**Lagenorhynchus australis**Lissodelphis peronii**Stenella coerulescens**Stenella attenuata**Stenella longirostris**Steno bredanensis**Tursiops truncatus*

Familia Phocoenidae

*Phocoena dioptrica**Phocoena spinipinnis*

Familia Physeteridae

*Physeter catodon**Kogia breviceps*

Familia Ziphiidae

*Berardius arnuxii**Hyperoodon planifrons**Mesoplodon grayi**Mesoplodon layardii**Mesoplodon hectori**Tasmacetus shepherdi**Ziphius cavirostris*

Familia Globicephalidae

*Globicephala melas**Orcinus orca**Pseudorca crassidens**Feresa attenuata*

MYSTICETI

Familia Balaenidae

*Eubalaena australis**Caperea marginata*

Familia Balaenopteridae

*Balaenoptera acutorostrata**Balaenoptera borealis**Balaenoptera edeni**Balaenoptera physalus**Balaenoptera musculus**Megaptera novaeangliae*

MAMIFEROS INTRODUCIDOS

CARNIVORA

Familia Mustelidae

*Mustela vison**Lepus europaeus**Oryctolagus cuniculus*

LAGOMORPHA

Familia Leporidae

RODENTIA

Familia Sciuridae

Callosciurus erythraeus

Apéndice. Continuación...

Familia Castoridae

Castor canadensis

Familia Muridae

*Mus musculus**Rattus rattus**Rattus norvegicus**Ondatra zibethicus*

ARTIODACTYLA

Familia Suidae

Sus scrofa

Familia Cervidae

*Dama dama**Axis axis**Cervus elaphus**Odocoileus hemionus**Odocoileus virginianus**Rangifer tarandus*

Familia Bovidae

Antilope cervicapra

MAMÍFEROS DE BOLIVIA

JORGE SALAZAR BRAVO, TERRY L. YATES Y
L. MARCELO ZALLES

*Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico,
Albuquerque, New Mexico 87131, EUA.*

INTRODUCCIÓN

Bolivia se localiza en el centro-oeste de Sudamérica y se caracteriza por un mosaico de diversos hábitats y variaciones altitudinales que van desde casi el nivel del mar en Puerto Suárez, Santa Cruz (100 msnm) hasta 7,014 msnm en el nevado Ancohuma. La mayoría de los hábitats continentales sudamericanos, tales como bosques amazónicos, nublados, semidecíduos, chaqueños, pastizales de altura y sabanas, convergen en el país.

A pesar que se ha avanzado en el estudio de los mamíferos bolivianos, el conocimiento de la composición mastofaunística es todavía incipiente; por ejemplo, el 50% de las especies de mamíferos presentes en el país han sido descubiertas a partir de 1980 (Anderson, 1991). En el presente capítulo, se presenta una síntesis sobre el conocimiento de la fauna de mamíferos de Bolivia. Este es el primer intento de resumir aspectos sobre la diversidad, biogeografía y conservación de los mamíferos del país, pero ciertamente no será el último. Los análisis en este capítulo complementan la monumental obra de Anderson (1997).

El presente capítulo está dividido en seis secciones: una introducción general, una reseña histórica del conocimiento mastozoológico, una sección sobre la riqueza y diversidad de especies, una que resume aspectos de distribución y zoogeografía, una que se refiere a la conservación y una sección a manera de conclusiones donde se discute brevemente el futuro de la mastozoología en Bolivia.

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOOLÓGICO

Una reseña histórica completa sobre el desarrollo del conocimiento de los mamíferos en territorio boliviano se puede encontrar en Anderson (1983, 1997). Esta sección resume el tema. Entre los primeros especímenes de procedencia boliviana

se encuentran los colectados por J. Natterer en 1829 y que están depositados en el Museo de Viena en Austria (Anderson, 1983). Entre 1830 y 1832, Alcide D'Orbigny viajó extensamente a través del país colectando y recopilando información en varios aspectos de historia natural. En décadas siguientes otros científicos de diversas nacionalidades incluyendo a T. Bridges del Museo Británico (1840) y H. Rusby del Museo Nacional de Historia Natural de Estados Unidos (1889) hicieron viajes de colecta al territorio boliviano.

A principios de 1900, varios científicos extranjeros colectaron en Bolivia. Perry O. Simons colectó para el Museo Británico (1901-1903). José Steinbach, un naturalista alemán que vivió en Santa Cruz de la Sierra, merece especial referencia debido a que durante un período de casi 30 años (1910-1938) colectó y preparó ejemplares de mamíferos y aves que se encuentran depositados en varias colecciones de Estados Unidos y Europa. Dos de sus descendientes, su hijo F.B. Steinbach (entre 1926 y 1958) y su nieto Roy Steinbach (en la década de los 70) colectaron extensivamente en La Paz, Cochabamba y Santa Cruz para varios museos de Europa, Estados Unidos y Sudamérica.

En 1915, L.E. Miller, H.S. Boyle, G.K. Cherrie y R.H. Becker colectaron para el Museo Americano de Historia Natural (MAHN) y para el Museo de Historia Natural de Chicago (MHNC). E. Budin, G. Tate y H. Anthony colectaron en la década de los años 20, y sus ejemplares están ahora depositados en el MAHN. Algunos otros nombres de colectores en Bolivia entre 1930 y 1955, incluyen a M. Carriker, Jr., A. Ollala, R. Medina, R. Gilmore y O. P. Pearson (Patterson, 1992).

En la década de los años 60 y 70, los brotes de fiebre hemorrágica en el Departamento Beni promovieron la colecta de mamíferos en busca del reservorio del virus causante de la enfermedad. Algunos de los colectores más importantes involucrados en el proyecto fueron R. G. van Gelder, D. E. Añez, S. Anderson, K. Koopman, K. Kunz y A. Ximénez. La mayoría de los ejemplares colectados fueron depositados en el MAHN y en el MHNC.

Dos científicos bolivianos, pioneros en el país, fueron Armando Cardozo quien estudió a los camélidos sudamericanos y Noel Kempff Mercado, importante por su labor en todos los aspectos del conocimiento y conservación de la fauna boliviana y por la creación del Zoológico de Fauna Sudamericana de Santa Cruz de la Sierra (Zoo Santa Cruz). Sin embargo, la participación de científicos nacionales en la investigación mastozoológica se consolidó solamente a partir de 1980.

A este respecto, es interesante mencionar que un componente muy importante en el desarrollo de la mastozoológica en Bolivia lo constituyeron la formación del Instituto de Ecología y del Museo Nacional de Historia Natural de Bolivia, ambos en

La Paz. El Instituto de Ecología, formado en 1979 con el apoyo de un convenio de cooperación entre el Departamento de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz y la universidad alemana de Göttingen, fue la primera institución boliviana, a nivel profesional, que mantuvo una unidad destinada al cuidado curatorial de especímenes de historia natural (especialmente aves y artrópodos del Departamento del Beni). Su asociación con el Departamento de Biología apoyó la formación de biólogos.

En 1980, la Academia Nacional de Ciencias de Bolivia (ANCB) creó el Museo Nacional de Historia Natural que al siguiente año abrió sus exposiciones al público; en ese año llegó al país, como resultado de un convenio de cooperación entre JICA (Japanese International Cooperation Agency) y la ANCB, el mastozoólogo japonés Maasaki Yoneda que inició la colección de mamíferos del Museo. En un esfuerzo por maximizar la utilización de recursos humanos y financieros, el Instituto de Ecología y la ANCB, crearon la Colección Boliviana de Fauna (CBF) en 1990. Como resultado de esta reestructuración, las colecciones zoológicas del Instituto de Ecología y del Museo Nacional de Historia Natural se fusionaron, y se creó la mayor colección de fauna del país.

En 1985 se creó en Santa Cruz de la Sierra el Museo de Historia Natural dependiente de la Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, que a la muerte del profesor Kempff asumió el nombre de Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado" (MNKM). Estas instituciones y científicos sirvieron de base para la siguiente fase en el desarrollo del estudio de los mamíferos en Bolivia.

En 1983, Sidney Anderson del AMNH, Terry L. Yates del Museo de Biología del Suroeste (MSB), la Colección Boliviana de Fauna, el Museo "Noel Kempff Mercado", el Centro Nacional de Enfermedades Tropicales (CENETROP), el Instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés (IE-UMSA) y el Zoo Santa Cruz, entraron en colaboración para conducir un inventario sistemático de los mamíferos del país. Este inventario ha tenido varias etapas, pero en general se ha venido realizando por un período de más 10 años; ha producido un número apreciable de ejemplares de colección, nuevos géneros y nuevas especies de mamíferos tanto para el país como para la ciencia. Además, ha apoyado el desarrollo de las colecciones de historia natural y la formación de personal especializado en instituciones nacionales y extranjeras.

En esa misma década se consolidó el movimiento conservacionista que ayudó a tomar acciones concretas para la conservación de la flora y la fauna. Entre las organizaciones más destacadas se pueden mencionar a LIDEMA (Liga de Defensa de la Naturaleza), PRODENA (Pro-Defensa de la Naturaleza), CDC (Centro de Datos para la Conservación), FAN (Fundación Amigos de la Naturale-

za), ASEO (Asociación Ecológica del Oriente) y el Club de Ciencias (Cochabamba). Estas y otras instituciones fueron la base para la elaboración y ejecución del Plan de Acción Forestal para los Trópicos de Bolivia (1988), el Seminario Nacional de Fauna (1989), la creación de la Red Nacional de Áreas Protegidas (1990), la creación de la Secretaría del Medio Ambiente (1990), la Pausa Ecológica (1990) y el Consejo Nacional de Vida Silvestre (1991).

El papel que han desempeñado las instituciones internacionales relacionadas con el estudio de mamíferos, como la Universidad de Nuevo México, el Museo Americano de Historia Natural, el Fondo Mundial para la Conservación de la Naturaleza, Conservación Natural y Conservación Internacional, ha sido crucial para el entrenamiento del personal de los museos y otras instituciones de educación superior.

Localidades de colecta

Para dar una idea general de la representación geográfica del territorio boliviano en colecciones de historia natural, se elaboró un mapa con base en el catálogo de localidades de colecta proporcionado por S. Anderson (Fig. 1). Las localidades, aproximadamente 1,000, fueron ubicadas en un mapa dividido en cuadrantes de 30 x 30 minutos de latitud y longitud que representan aproximadamente 53 km por lado o alrededor de 281,000 hectáreas. Este análisis produjo 415 cuadrantes de los cuales 210 (50.6%) contenían al menos una localidad de colecta hasta 1992. En un análisis similar pero con información actualizada hasta 1982, J. Sarmiento, J. Salazar y M. Moraes (obs. pers.) estimaron que la proporción del país que tenía al menos una localidad de colecta de mamíferos era de 40.1%. Es decir, en un período de diez años la proporción muestreada del territorio boliviano se incrementó aproximadamente 11%. Si esta proporción se mantiene constante en los próximos años, se requeriría de 45 años para tener al menos una localidad de colecta en cada cuadrante de 30'x 30'.

Un patrón que es evidente en otros países, pero especialmente notable en Bolivia, es que la mayoría de los cuadrantes que tienen más de 50 localidades de colecta son también aquellos con las ciudades más importantes o los puertos sobre los ríos más grandes y navegables. Las áreas del país menos conocidas (entre 1 y 25 localidades) están en el este y norte del Departamento de Santa Cruz, el este y sureste del Departamento del Beni, el norte del Departamento de La Paz y el sur y este del Departamento de Potosí.

Aunque se ha avanzado significativamente en cuanto al estudio de los mamíferos bolivianos, el grado de conocimiento de los mismos es todavía incipien-

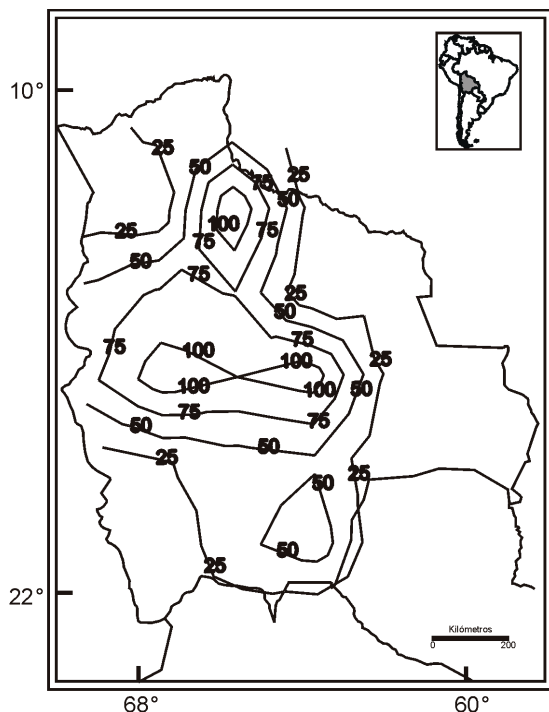


Figura 1. Representación geográfica de las localidades de colecta de mamíferos en Bolivia. Las líneas unen localidades con aproximadamente el mismo número de sitios de colecta. Las áreas con mejor representación geográfica (más localidades de colecta) se sitúan sobre el camino entre Santa Cruz y La Paz (aproximadamente 17° Lat S y entre 63° y 67° Long O) y el Norte del Departamento del Beni. Áreas con pocas localidades de colecta están localizadas al norte, extremo oriente y extremo sudoeste del país.

te. Por ejemplo, 73 especies (23% de la fauna) sólo se conocen de una o dos localidades; mientras que 53 especies (17%) se han registrado entre tres y cinco localidades (Fig. 2).

Localidades típicas

Aproximadamente 14% de las especies de mamíferos presentes en Bolivia tienen su localidad típica en el país. Entre ellas se encuentran seis especies de marsupiales,

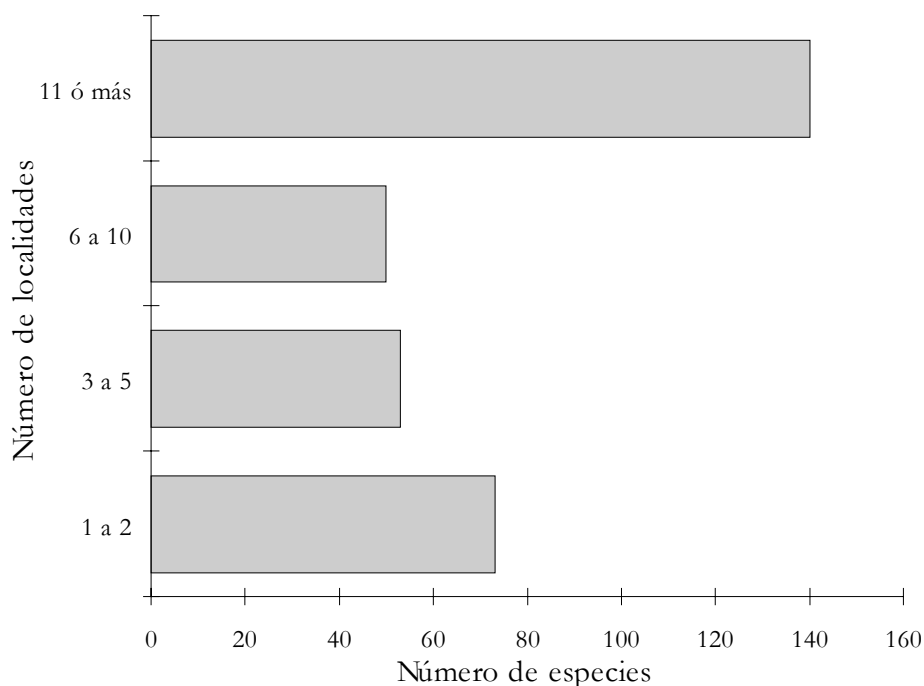


Figura 2. Distribución de frecuencias del número de localidades en las que se conocen las especies de mamíferos bolivianos. Poco menos de la mitad de las especies se conocen en hasta cinco localidades.

un murciélago, tres primates, tres armadillos, un carnívoro, dos ciervos y veintiocho roedores.

El 36.4% de las especies cuyas localidades típicas están en territorio boliviano fueron descritas antes de 1900, y el resto fue descubierto en dos grandes grupos: 23 entre 1902 y 1939, y cinco desde 1940 hasta la fecha. La mayoría de estas especies tienen masas corporales pequeñas, y sólo nueve especies tienen pesos corporales mayores a 500 gramos. Es interesante notar que solamente una especie de murciélago tiene su localidad típica en Bolivia, en contraste con 28 especies de roedores. Esto tiene relación, probablemente, con la capacidad de dispersión de ambos grupos, y con las tendencias de sus áreas de distribución, ya que los

roedores tienden a tener rangos de distribución menores a los de murciélagos de igual tamaño (Anderson, 1985).

Otro aspecto que puede explicar el bajo número de especies con localidad típica en Bolivia está relacionado con el grado y período de exploración mastozoológica. Países que fueron explorados extensamente por naturalistas a finales de los 1700 y principios de 1800 (como Félix de Azara en Paraguay) mantienen entre sus registros localidades tipo para muchas más especies (Hershkovitz, 1987). Por otro lado, regiones pobremente conocidas y de difícil acceso, como los Yungas y el altiplano boliviano a principios de siglo, también aportaron varias especies nuevas a las listas existentes; 18 especies cuyas localidades típicas son bolivianas, provienen de los Yungas y 14 más son del altiplano.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

En Bolivia se han registrado 317 especies de mamíferos, agrupados en 166 géneros, 37 familias y 10 órdenes (cuadro 1). Los órdenes mejor representados son Rodentia (35%) y Chiroptera (33%), seguidos en orden decreciente por Carnivora, Didelphimorphia, Primates, Xenarthra, Artiodactyla, Cetacea, Perissodactyla y Lagomorpha (cuadro 2). A pesar que el Neotrópico es alrededor de 19 veces mayor en extensión territorial que Bolivia, este país contiene 30% de todas las especies de esta región biogeográfica. En promedio, el 46% de las especies existentes en cada orden sudamericano están representadas en el país, aunque algunos órdenes merecen mención especial, como Carnivora (62%), incluyendo siete de las nueve especies de félidos sudamericanos, Artiodactyla (70%), Xenarthra (57%) y Chiroptera (55%; cuadro 2).

La diversidad en Bolivia es comparable a la de otros países tales como Argentina (365 especies; Ojeda *et al.*, este volumen) y Ecuador (362 especies; Albuja, este volumen). Estos datos sitúan a Bolivia como un país con “megadiversidad” según la definición de Potess (1991). De hecho, se considera como el décimo país a nivel mundial y cuarto a nivel sudamericano en lo que se refiere a riqueza y diversidad de especies de mamíferos (Sisk *et al.*, 1994).

Endemismos

Solamente un género y 17 especies son endémicas para el país (cuadros 2 y 3); esto representa el 5% de las especies. Las especies endémicas pertenecen a tres órdenes: Didelphimorphia, Primates y Rodentia. La mayoría (70.5%) son roedores, con nueve

Cuadro 1. Representatividad de la mastofauna neotropical y sudamericana en Bolivia. Los datos se basan en Anderson (1993) y Wilson y Reeder (1993)*.

	Neótrópico	Sudamérica (Sur de Panamá)	Bolivia
Area (10 ⁶ km ²)	20.5	18	1.1
No. Órdenes	14	14	10
No. Familias	52	48	37
No. Géneros	299	253	166
No. Especies	1071	898	317

* No se incluye a *Tursiops truncatus* ni a otros géneros presentes en aguas oceánicas sudamericanas.

especies de la familia Muridae y tres de la familia Octodontidae (cuadro 3). Estos valores son bajos cuando se comparan con estimaciones del porcentaje de endemismo para el Neotrópico (94%; Wilson y Reeder, 1993) y cuando se comparan con otros países como Chile (Mella *et al.*, este volumen; Patterson y Feigl, 1987).

Distribución del tamaño corporal

Una manera alternativa de describir patrones de biodiversidad es la utilización de un parámetro que delimite las características morfológicas de las diferentes especies (v.gr. tamaño corporal). Para este análisis se obtuvieron los valores promedio de tamaño corporal (longitud de cabeza-cuerpo) de al menos cinco individuos adultos de cada especie. Para especies muy raras o de las que se conocen pocos individuos (e.g. *Callicebus ollallae*), se obtuvieron estos datos basados en menos especímenes o de la literatura. Se analizó la distribución del tamaño corporal tanto a nivel nacional como a nivel de las ecorregiones (véase la sección de Zoogeografía y Distribución). Se utilizó esta medida debido a que es relativamente confiable y a que, por lo general, es una medida estandarizada entre mastozoólogos. Una medida alternativa podría ser la masa corporal (expresada en gramos), pero ésta no se comunica tan frecuentemente o no es tan fácilmente obtenible.

A nivel nacional (Fig. 3), se observa un valor modal de 37.2% que corresponde a longitudes de tamaño corporal (cabeza y cuerpo) entre 62 y 123 mm.

Cuadro 2. Diversidad de los mamíferos de Bolivia. Abreviaciones: C/E = taxa con especies endémicas para el país. END = Especies endémicas para el país. Porcentajes de especies sudamericanas presentes en Bolivia. El delfín de agua dulce (*Inia geoffrensis*) no está incluido en este análisis.

Orden	Familias		Géneros			Especies		Porcentaje
	Total	C/E	Total	C/E	END	Total	END	
Didelphimorphia	2	1	14	3	0	25	3	38.1
Chiroptera	7	0	46	0	0	103	0	55.1
Primates	1	1	11	1	0	20	2	23.8
Xenarthra	4	0	12	0	0	16	0	57.1
Carnivora	5	0	22	0	0	26	0	61.9
Artiodactyla	3	0	9	0	0	14	0	70.0
Perissodactyla	1	0	1	0	0	1	0	33.3
Lagomorpha	1	0	1	0	0	1	0	50.0
Rodentia	12	3	49	9	1	110	11	24.3
TOTAL	36	5	165	13	1	316	17	

Solamente el 13.8% de las especies están por debajo de los 62 mm, y la especie más pequeña tiene una longitud de 39 mm. En el otro lado del valor modal y en orden decreciente, se observa que 19% de las especies tienen longitudes entre 124 y 244 mm, 14.1% están comprendidas entre 245 y 494 mm, mientras 9.6% están entre 500 y 1,025 mm. Solamente 6.4% de las especies (20 especies) tienen tamaños mayores a 1.30 m de longitud.

Categorías tróficas

Debido a la falta de información en lo referente a los hábitos alimenticios de un alto porcentaje de las especies presentes en Bolivia, el siguiente análisis solamente incluye los hábitos alimenticios a nivel genérico. En el caso de géneros muy numerosos con especies de hábitos relativamente diferentes, se trató de conciliar en una categoría intermedia. La clasificación en categorías tróficas sigue, en gran medida, la utilizada por Robinson y Redford (1986, 1989), para ser comparable con los mamíferos de otros países analizados en este volumen (cuadro 4).

Cuadro 3. Especies endémicas para Bolivia. La lista fue compilada con base en Anderson (1993), Myers (1989), Wilson y Reeder (1993), S. Anderson y T. Yates (com. pers.) y J. Salazar *et al.* (obs. pers.). Estas especies representan solamente 1.2% de los endemismos neotropicales. En el cuadro se menciona la localidad típica.

DIDELPHIMORPHIA

<i>Marmosops dorothea</i>	Río Solacama, Depto. La Paz.
<i>Gracilinanus aceramarcae</i>	Río Aceramarca, Depto. La Paz.
<i>Monodelphis kunsii</i>	La Granja, Depto. Beni.

PRIMATES

<i>Callicebus modestus</i>	El Consuelo, Depto. Beni.
<i>Callicebus olallae</i>	La Laguna, Depto. Beni.

RODENTIA

<i>Abrocoma boliviensis</i>	Comarapa, Depto. Santa Cruz.
<i>Akodon siberia</i>	Siberia, Depto. Cochabamba.
<i>Akodon dayi</i>	Todos Santos, Depto Cochabamba.
<i>Ctenomys steinbachi</i>	Cerca a Santa Cruz de la Sierra.
<i>Ctenomys lewisi</i>	Sama, Depto. Tarija.
Filotino n.gen n.sp.	
Ictiomino n.sp.	
<i>Oxymycterus bucucha</i>	Siberia, Depto. Cochabamba.
<i>Phyllotis wolffsohni</i>	Tapacarí, Depto. Cochabamba.
<i>Thomasomys ladewi</i>	Río Aceramarca, Depto. La Paz.
<i>Thomasomys oreas</i>	Cocapunco, Depto. La Paz.

La mayoría de los géneros de mamíferos en Bolivia son frugívoros, insectívoros y carnívoros, seguidos en menor proporción por los herbívoros, mirmecófagos, nectarívoros y, por último, sanguívoros (Fig. 4). Una comparación con los mamíferos mexicanos (Ceballos y Navarro, 1991; Ceballos *et al.*, este volumen) muestra una cantidad mayor de frugívoros en Bolivia; esto se debe al aumento en el número de géneros y especies que aprovechan el recurso “fruta” (por ejemplo murciélagos) en detrimento de aquellos que son casi exclusivamente herbívoros.

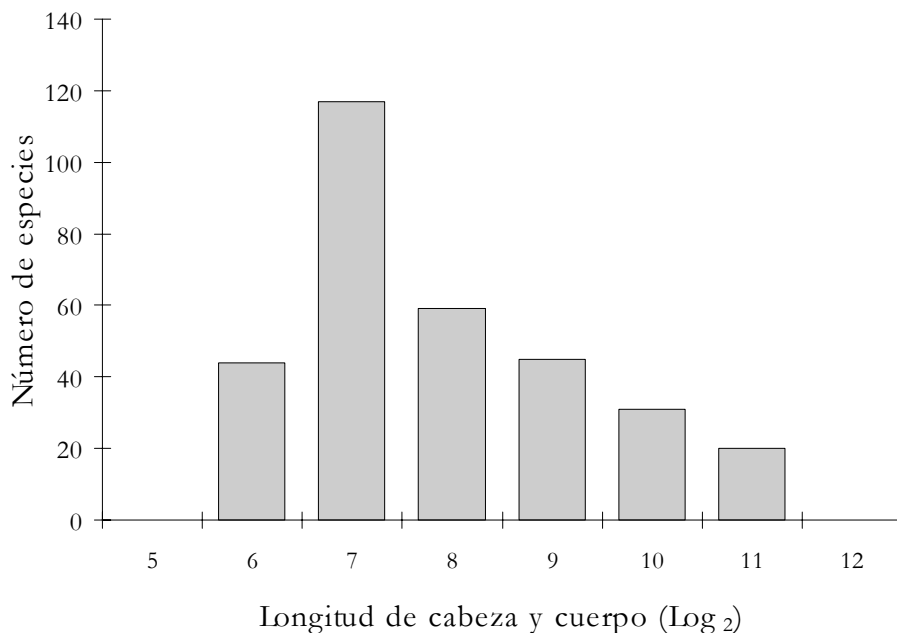


Figura 3. Distribución del tamaño corporal para las especies de mamíferos bolivianos. Un poco más de un tercio de las mismas mide entre 62 y 123 mm.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

Los análisis biogeográficos de Sudamérica son generalmente contradictorios en lo que se refiere al número, localización y límites de áreas biogeográficas en general y zoogeográficas en particular. Con la información sobre la distribución de los mamíferos en Bolivia, se pueden establecer de manera provisional unidades zoogeográficas generalizadas; sin embargo, se debe utilizar como base un sistema de unidades ecológicas lo suficientemente representativas de la gran diversidad de unidades ecológicas presentes en el país, pero que al mismo tiempo sean zoogeográficamente informativas.

No existe, sin embargo, un consenso sobre el número y localización de las regiones ecológicas en Bolivia. En el más reciente y probablemente más completo

Cuadro 4. Comparación de los gremios tróficos utilizados por Robinson y Redford (1986, 1989) con la modificación introducida para este capítulo.

Categoría Robinson y Redford	Se alimentan principalmente de	En este estudio categoría
Herbívoro-pastoreador	pasto	Herbívoro
Herbívoro-ramoneador	hojas y ramas	Herbívoro
Frugívoro-herbívoro	fruta y plantas	Frugívoro
Frugívoro-granívoro	fruta y grano	Frugívoro
Frugívoro-omnívoro	fruta, insectos, otros	Frugívoro
Insectívoro-omnívoro	insectos y vegetación	Insectívoro
Insectívoro	insectos (estricto)	Insectívoro
Mirmecófago	hormigas y termitas	Mirmecófago
Nectarívoro	néctar (principalmente)	Nectarívoro
Sanguívoro	sangre	Sanguívoro
Carnívoro	carne (principalmente)	Carnívoro

intento de definición de las mismas, Ribera (1992) propuso cerca de 40 unidades ecológicas basadas especialmente en la “fisionomía de la vegetación, fenología de la periodicidad de la cobertura foliar, clima-estacionalidad y pautas fisiográficas”. Moraes y Beck (1992) por su parte publicaron un mapa fitogeográfico en el que se hacen evidentes seis unidades. Anderson (1997) presentó un análisis metodológicamente diferente y sugirió que la fauna de mamíferos bolivianos se podría agrupar en cuatro grupos con afinidades geográficas a cuatro grandes ecosistemas sudamericanos: Amazonía, Yungas, Altiplano y Chaco. Este análisis, sin embargo, pinta una imagen un poco más detallada de la estructura de las comunidades de mamíferos en biomas que se pueden considerar intermediarios (Sabanas y bosques Chiquitanos), que evidentemente tienen afinidades geográficas a otros ecosistemas.

La mayoría de los investigadores que han trabajado con la fauna del país, consideran que su notable biodiversidad se debe a que en el país se unen varias unidades ecológicas (Duellman, 1979; Ergueta y Sarmiento, 1992; Remsen y Taylor, 1989). En este estudio, se propone una subdivisión de Bolivia en seis grandes unidades, sin la pretensión de que las mismas representen los intereses de otros científicos trabajando en la fauna del país. El objetivo de esto es encontrar un punto

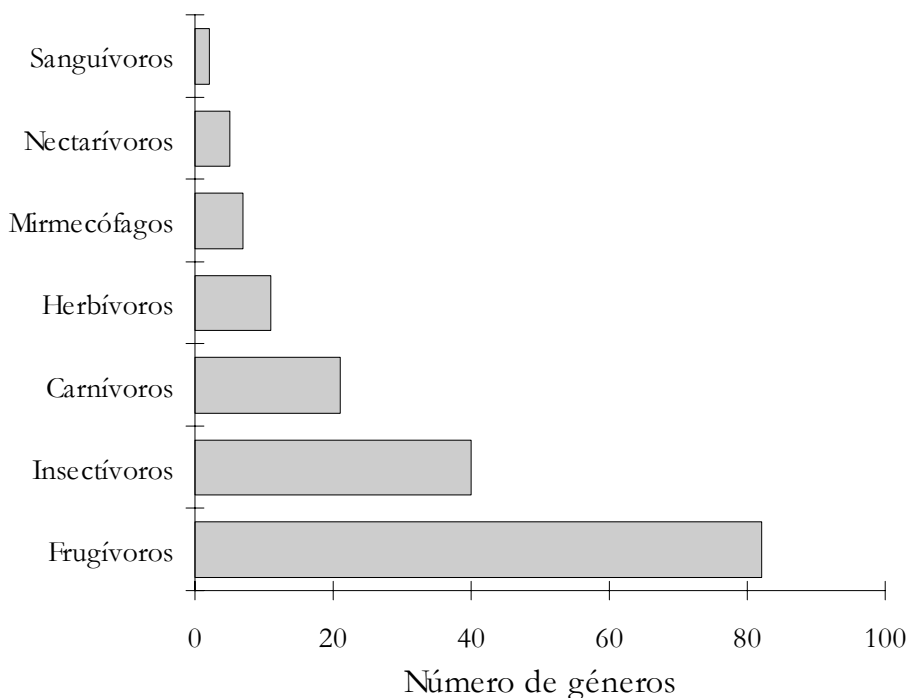


Figura 4. Distribución de las categorías tróficas de los mamíferos de Bolivia.

medio en el que los datos disponibles de vegetación, clima y fisiografía, por ejemplo, sirvan para ayudar a entender y estudiar ciertos patrones generales de distribución de los mamíferos.

Para delimitar las unidades ecológicas se usó una versión simplificada del mapa de ecorregiones del país (Ellenberg, 1981), que se sobrepuso al mapa de isoyetas de Rocha y Roche (1986) y al de fauna silvestre (Ergueta y Salazar, 1991). Esto resultó en un mosaico de seis unidades denominadas Altiplano y valles interandinos, Yungas, Bosque Amazónico, Sabanas, Bosques Chiquitanos o subhúmedos y Chaco. Esta caracterización es muy similar a la presentada por Moraes y Beck (1992). Sin embargo, existen al menos tres diferencias: a) la unidad sur (Cordillera Oriental y Bosque Boliviano Tucumano), es parte de Yungas; b) el complejo Pantanal se considera en este capítulo como parte de la Amazonía y c) las sabanas y los llanos de Moxos se consideran como una unidad independiente, que

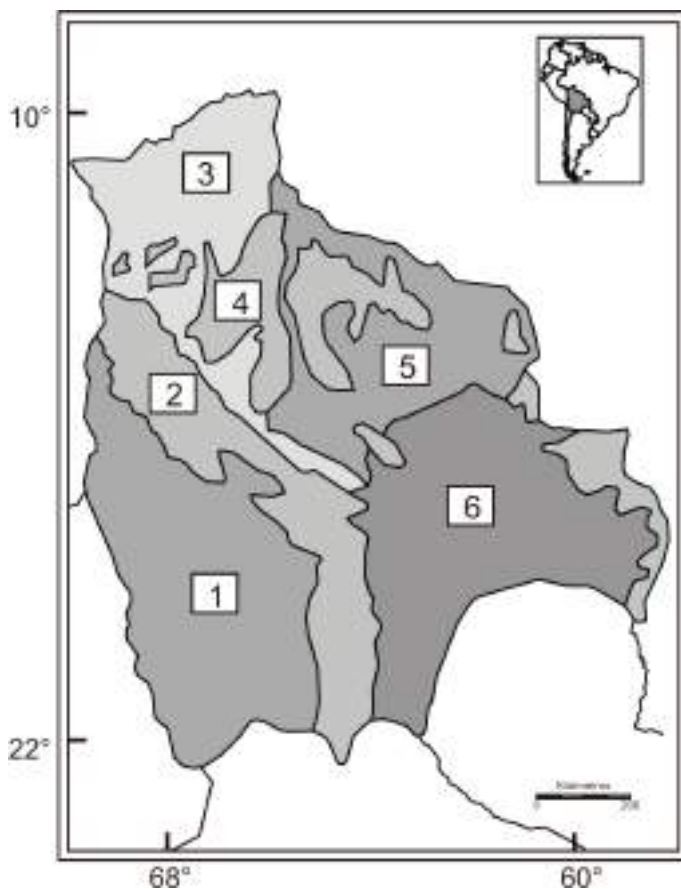


Figura 5. Ecorregiones o unidades ecológicas de Bolivia. Altiplano (1); Yungas (2); Amazonía (3); Sabana (4); Chiquitania (5) y Chaco (6).

ellos consideraron parte de la Amazonía. La estimación de área (km²) para cada unidad se hizo utilizando métodos planigramétricos (e.g. McCoy y Connor, 1980).

Los mapas de distribución de las especies de mamíferos se superpusieron al mapa de ecorregiones, de tal manera que se asignó a cada especie a las unidades en las que estuvo presente (Fig. 5). Aquellas especies que solamente se encontraron en una unidad, se consideraron “endémicas” de esa unidad; por ejemplo, *Chroecomys jelskii* es una especie endémica del Altiplano (Mercado y Miralles, 1991). Las descripciones

nes de las características de las ecorregiones se basan en Beck (1988), Hueck (1978), Morales (1990) y Simpson (1986), y en información obtenida del Centro de Datos para la Conservación (1988).

La unidad altiplano y valles interandinos denominada “Altiplano”, está caracterizada por la existencia de condiciones ambientales relativamente extremas. Su área corresponde al 24% del territorio boliviano (263,960 km²), y se localiza entre 2,800 y 5,000 msnm. En general, predominan pastizales de pastos duros (*Stipa*, *Festuca*, *Calamagrostis*), bosquecillos de *Polylepis* y *Buddleja* y arbustos como *Baccharis*, *Satureja* y *Mintostachys*. En los valles mesotérmicos, predominan leguminosas de los géneros *Adesmia* y *Acacia*, pero también son comunes cactáceas de los géneros *Opuntia* y *Trichocereus*. La temperatura promedio es de 10 a 15°C, con una variación diaria que llega a los 30°C con días bastante calientes y noches muy frías. La precipitación anual varía de 100 hasta 1,000 mm, con un fuerte incremento de sur a norte; alrededor del Lago Titicaca se presenta la máxima precipitación.

La unidad Yungas está localizada en la vertiente este de la Cordillera Oriental. Se caracteriza por la presencia de bosques montanos con diferentes tipos de estratificación, dependiendo de la altura sobre el nivel del mar y la posición longitudinal. El área de esta unidad se acerca al 12.6% del territorio boliviano (138,265 km²), y su variación altitudinal es de 600 a 3,200 msnm. En las regiones más húmedas son comunes los helechos arborescentes y una gran abundancia de epífitas. Otros elementos representativos de esta unidad son *Podocarpus*, *Alnus*, *Phoebe*, *Juglans* y cerca de los límites inferiores de esta unidad, la palmeras de fuste largo como *Geonoma* e *Iriartea*. La temperatura promedio es de 18°C, con variaciones diarias y estacionales de entre 10 y 15°C. Esta unidad se puede dividir en una subunidad norte o húmeda, caracterizada por una variación en precipitación anual de entre 1,100 y 6,000 mm, que es el resultado del “choque” de las nubes cargadas de humedad en la cordillera, y una subunidad menos húmeda (600 hasta 1,350 mm) localizada al sur del país, desde la región de Santa Cruz de la Sierra hasta la frontera con la República Argentina.

El bosque Amazónico denominado Amazonía, se extiende por el pie de los Andes hasta la zona de Santa Cruz de la Sierra. El área aproximada es de 15% del territorio boliviano (160,891 km²). En la porción norte, que cubre casi todo el Departamento de Pando, los elementos más típicos son la goma (*Hevea brasiliensis*) y la nuez (*Bertholletia excelsa*). Sin embargo, otros elementos amazónicos como *Rheedia* se distribuyen hacia el sur. La vegetación representativa de la región son bosques altos, multiestratificados y complejos. La temperatura promedio es de

alrededor de 27°C con un rango de entre 25 y 27°C y una precipitación anual de 1,500 a 1,800 mm.

La unidad de la Sabana es la representación de un bioma abierto que en algunas regiones puede llegar a inundarse estacionalmente. En promedio se encuentra a una altitud de entre 200 y 250 m. Representa alrededor del 10% del territorio nacional (105,584 km²). Esta unidad es compleja desde el punto de vista estructural, puesto que se presentan varias combinaciones de sabana-bosque, desde los pastizales de *Andropogon* e *Hymenachne*, pasando por sabanas arboladas (con *Curatella*, *Tabebuia aurea* y, en algunas zonas, *Machaerium*), hasta bosques de galería. La temperatura promedio es de alrededor de 27°C y puede variar entre 20 y 30°C. La precipitación es de 1,700 mm.

Los Bosques Chiquitanos o subhúmedos denominados Chiquitanía, corresponden aproximadamente a la Región Cerrado de Moraes y Beck (1992). Son bosques caducifolios con 3 o más meses secos, localizados en la porción este de Bolivia. El área estimada de esta unidad es de 19.7% (216,197 km²). La altura promedio es de 500 msnm, con algunas elevaciones de hasta 1,000 msnm. Algunas sabanas presumiblemente relacionadas al Cerrado brasileño están también presentes en el área. Algunos elementos relevantes son *Astronium*, *Anadenanthera*, *Jacaranda* y *Tecoma*.

La unidad Chaco (Región Chaqueña de Moraes y Beck, 1992), está localizada en la región sudeste del país. El área estimada es de 213,682 km² lo que corresponde al 9.5% del territorio nacional y se puede caracterizar como un complejo de subunidades que van desde bosques semidecíduos hasta matorrales espinosos. En general, la vegetación es xerófila con una buena representación de leguminosas y cactáceas. Algunos géneros representativos son *Schinus molle*, *Aspidosperma*, *Chorisia*, *Prosopis*, *Larrea* y bromelias terrestres. La altura sobre el nivel del mar varía entre 100 y 350 m, con una temperatura promedio de 20°C (variación entre 18 y 25 °C). La precipitación anual varía entre 600 y 1,000 mm.

Composición mastofaunística de las ecorregiones

La composición mastofaunística de las seis unidades ecológicas o ecorregiones es muy variable (cuadro 5). La unidad con el número más alto de especies es el Bosque Amazónico (152 especies), seguida en orden decreciente por la Chiquitanía, Chaco, Yungas, Sabana y Altiplano. En todas las ecorregiones los dos órdenes más numerosos son Rodentia y Chiroptera. Sin embargo, los roedores (62%) son dominantes en el Altiplano (e.g. Yoneda, 1984) y son 4.7 veces más numerosos que

Cuadro 5. Número total de especies en cada orden y por cada unidad ecológica. Entre paréntesis se presenta el número de especies endémicas para cada ecorregión. El orden Cetacea está excluido del análisis.

	Altiplano	Yungas	Amazonía	Sabana	Chiquitania	Chaco
Didelphimorphia	2 (2)	13 (11)	6 (1)	4 (0)	9 (0)	7 (1)
Chiroptera	7 (2)	38 (9)	76 (11)	58 (0)	64 (0)	36 (0)
Primates	0 (0)	2 (0)	13 (8)	9 (2)	8 (1)	3 (0)
Xenarthra	1 (1)	3 (0)	9 (2)	5 (0)	8 (0)	11 (5)
Carnivora	6 (2)	14 (1)	17 (1)	13 (0)	17 (0)	15 (1)
Artiodactyla	4 (4)	5 (1)	5 (0)	5 (0)	7 (0)	9 (2)
Perissodactyla	0 (0)	0 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
Lagomorpha	0 (0)	0 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
Rodentia	33 (26)	40 (20)	24 (5)	18 (0)	28 (2)	31 (8)
TOTAL	53 (37)	115 (42)	152 (28)	114 (2)	143 (3)	114 (17)

los murciélagos. En los Yungas y en el Chaco el aporte de ambos órdenes es similar. En el resto de las unidades consideradas, los murciélagos son más numerosos aportando el 50% de las especies en la Amazonía, 52% en la Sabana y el 45% en la Chiquitanía. En estas tres unidades son aproximadamente tres veces más numerosos que los roedores.

Cada ecorregión presenta diferencias en la importancia relativa de cada orden; por ejemplo, los marsupiales representan aproximadamente el 10% de los mamíferos presentes en los Yungas, mientras que en otras unidades sólo representan un promedio de 5%. Los primates son especialmente importantes en la Amazonía.

En lo referente a la singularidad de cada ecorregión, el Altiplano muestra el mayor grado de endemismo regional (70% de sus especies), seguido por los Yungas, el Bosque Amazónico, el Chaco, la Chiquitanía y la Sabana (cuadro 5). Los roedores aportan el mayor porcentaje de especies endémicas en el Altiplano (70%), mientras que en los Yungas los roedores y marsupiales aportan respectivamente con 50% y 25% de las especies endémicas regionales. En la Amazonía, los elementos que aportan más a los endemismos son los murciélagos y los primates. Finalmente, en el Chaco los órdenes con más especies endémicas son Xenarthra y Rodentia.

Distribución del tamaño corporal y grupos tróficos por ecorregiones

A nivel de las ecorregiones se encontró un solo valor modal de longitud de cabeza y cuerpo de entre 62 y 123 mm aproximadamente (Fig. 6), coincidente con el hecho que Rodentia y Chiroptera son los órdenes más numerosos en todas las unidades. El Altiplano muestra una mayor prevalencia del valor modal en tamaño corporal, y pocas especies alejándose de la norma, mientras que el resto de las ecorregiones muestran una heterogeneidad más marcada. Amazonía, Sabana y Chiquitanía tienen una distribución del tamaño corporal muy similar. En todas ellas hay más de 20 especies con tamaños corporales por debajo de la moda, y una distribución más o menos homogénea del número de especies en categorías por encima de la moda.

El Chaco tiene una distribución de tamaños corporales similar a las anteriores, con la salvedad de que la categoría debajo de la moda (39-61 mm), tiene menos especies. Los Yungas parecen tener una distribución del tamaño corporal que corresponde a un punto intermedio entre la del Altiplano y la de las unidades del llano.

Un análisis de varianza reveló que las diferencias entre ecorregiones no son estadísticamente significativas ($p=0.15$, g.l.=5). Sin embargo, si se excluye del

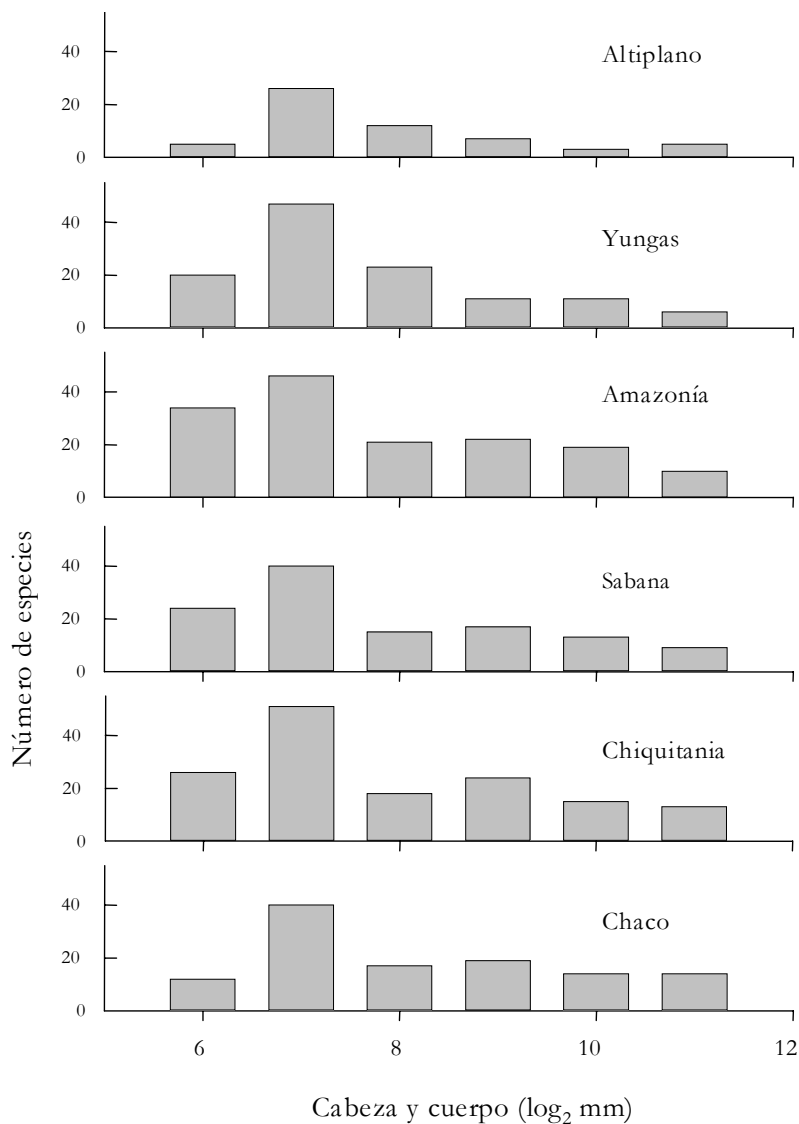


Figura 6. Distribución del tamaño corporal para unidades ecológicas. Nótese la predominancia del mismo valor modal en todas la unidades y que las diferencias más marcadas se presentan en el Altiplano, Yungas y Chaco.

Cuadro 6. Comparación de las medias de tamaño corporal entre las ecorregiones. Arriba de la diagonal se muestran los resultados utilizando solamente cuadrúpedos. Abajo de la diagonal se incluyeron todos los mamíferos (incluye Chiroptera).

	Altiplano	Yungas	Amazonia	Sabana	Chiquitania	Chaco
Altiplano		NS	**	**	**	**
Yungas	NS		**	**	**	**
Amazonia	NS	NS		NS	NS	NS
Sabana	NS	NS	NS		NS	NS
Chiquitania	NS	NS	NS	NS		
Chaco	NS	**	**	**	NS	

análisis a los murciélagos, la distribución del tamaño corporal por ecorregión es estadísticamente diferente ($p=0.0001$, g.l.=5), indicando que los murciélagos sirven como un elemento homogeneizador en lo que se refiere a la distribución del tamaño corporal (cuadro 6).

En todas las unidades, los carnívoros fueron mejor representados, seguidos por herbívoros, insectívoros y frugívoros, siendo baja la representación del resto de los grupos considerados (Fig. 7).

Similitud faunística

Con el objeto de determinar las similitudes faunísticas entre las seis unidades ecológicas, se sometió la matriz de presencia/ausencia de especies de mamíferos a un análisis de asociación (análisis de cluster) utilizando dos índices: el coeficiente de similitud de Jaccard (Birks, 1987; Sokal y Rohlf, 1981) y el coeficiente de apareamiento simple (simple matching coefficient) de Sokal y Rohlf (1981). Una vez obtenidas las matrices de similitud, los fenogramas correspondientes fueron preparados utilizando el algoritmo de UPGMA. Un árbol-consenso fue obtenido en base a los fenogramas definidos utilizando el índice de Jaccard y el coeficiente de similitud (Fig. 8). En todos los análisis se utilizó el programa NTSYS-pc (Rohlf, 1989).

Debido a una mayor capacidad de dispersión, los murciélagos tienen patrones geográficos de distribución diferentes a los de mamíferos terrestres (Emmons, 1984; McCoy y Connor, 1980); por consiguiente, los análisis fueron realizados

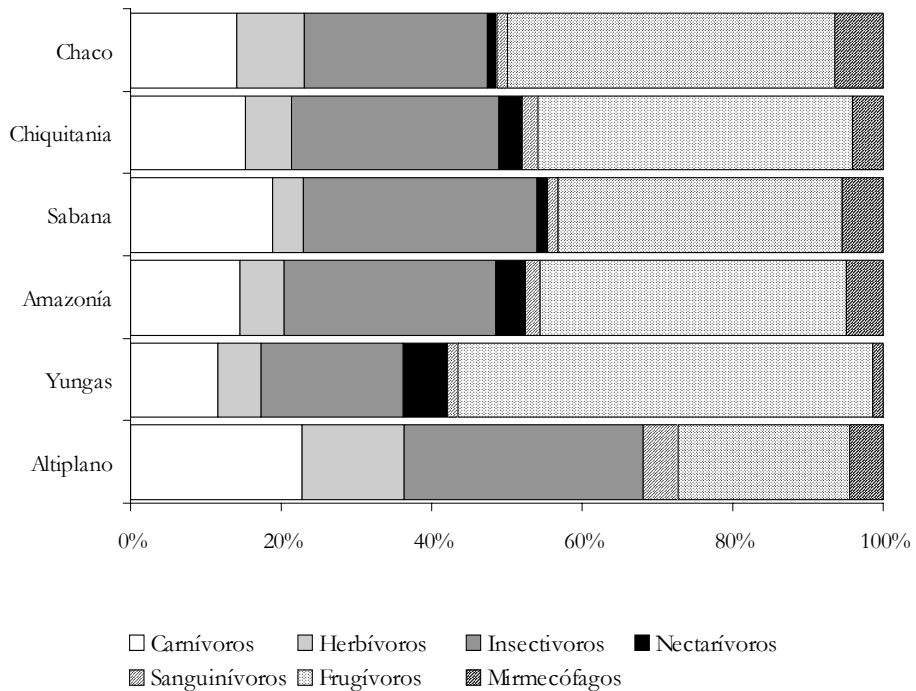


Figura 7. Comparación de las categorías tróficas por unidad ecológica. Nótese las diferentes proporciones de carnívoros, herbívoros, insectívoros y frugívoros en el Altiplano, y la ausencia de mirmecófagos y nectarívoros en esta unidad.

tomando en cuenta todas las especies por un lado y por otro incluyendo solamente cuadrúpedos. El delfín de río (*Inia geoffrensis*) fue excluido del análisis, ya que es un mamífero acuático.

Las unidades más similares entre sí, cuando se analizan todas las especies de mamíferos, son Amazonía, Sabana y Chiquitania. El Chaco está ligeramente asociado a este agrupamiento, y tanto el Altiplano como los Yungas son totalmente diferentes en lo que refiere a la composición mastofaunística. Si se consideran solamente especies no voladoras (i.e. excluyendo murciélagos), las relaciones faunísticas entre las ecorregiones son similares a las demostradas por el análisis anterior.

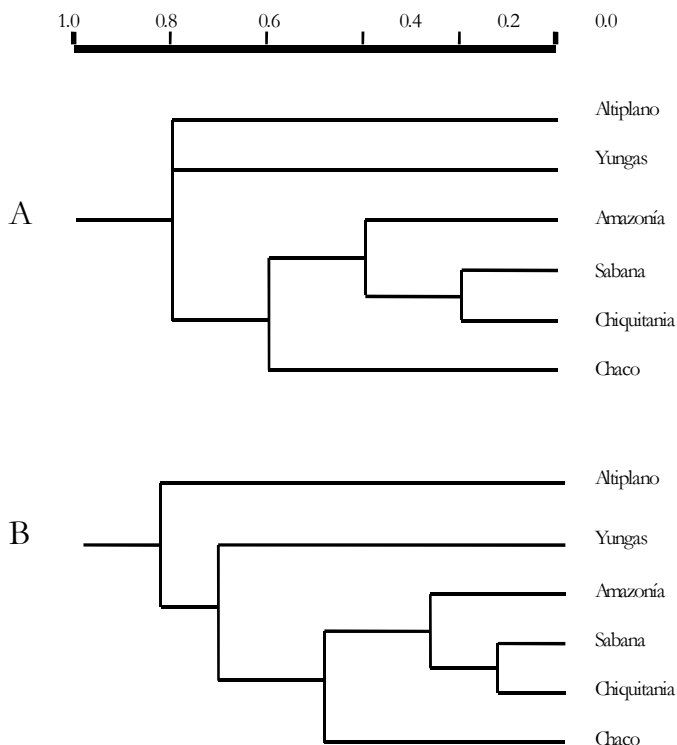


Figura 8. Fenogramas de consenso de similitudes faunísticas entre unidades ecológicas. A) Árbol de consenso de los fenogramas obtenidos utilizando el índice de Jaccard y el índice de Apareamiento Simple cuando todas las especies se incluyen en el análisis. Claramente, se muestra un sólo agrupamiento (cluster), que puede ser denominado “grupo de las tierras bajas”, mientras que el Altiplano y los Yungas tienen una composición mastofaunística diferente. B) Árbol de consenso de las especies no voladoras (cuadrúpedos) en el análisis. Nótese el agrupamiento de las tierras bajas, la posición intermedia de los Yungas y la posición terminal del Altiplano.

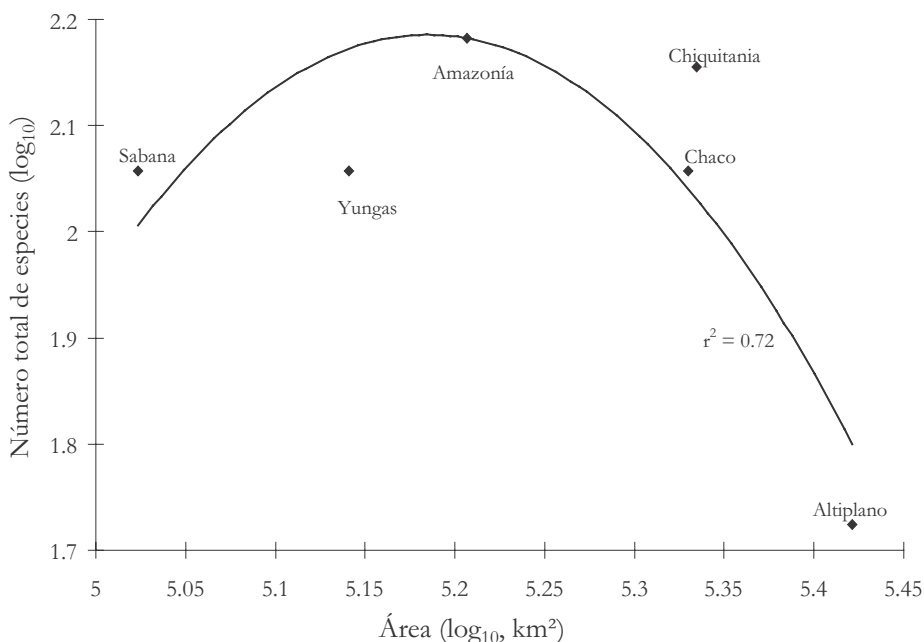


Figura 9. Relación del número total de especies y el área de las ecorregiones de Bolivia.

Relaciones áreales de las ecorregiones

Los patrones de riqueza de especies totales y endémicas pueden ser resultado del tamaño (área) de cada ecorregión. Por lo tanto, se recurrió a un análisis de curvas del número de especies y el tamaño de las áreas en una escala logarítmica. Este análisis es importante desde el punto de vista de la conservación, para conocer que unidad tiene más especies endémicas y/o más especies en términos absolutos y relativos.

Existe una relación positiva, parabólica, entre el tamaño de la ecorregión y el número de especies (Fig. 9). Este tipo de relación no es común en ecología (e.g. MacArthur y Wilson, 1967). En Bolivia esto está relacionado a que el Altiplano es una unidad grande en extensión, pero con relativamente pocas especies, mientras que la Sabana es una unidad relativamente pequeña, pero con un alto número de especies. Sin embargo, es necesario enfatizar que estas unidades no son “islas” en

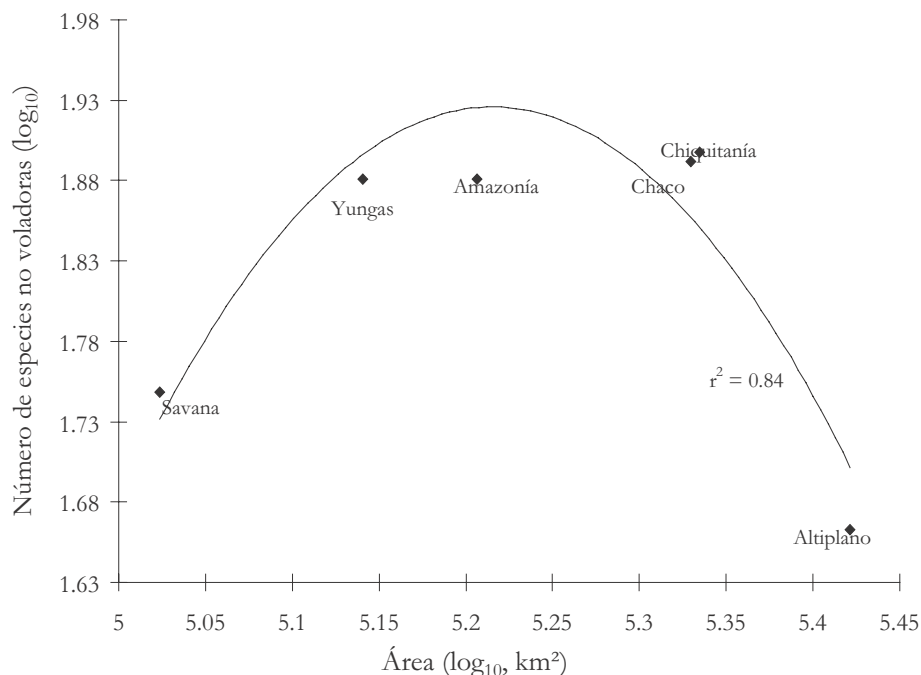


Figura 10. Relación entre el número de especies no voladoras y el área de las ecorregiones de Bolivia.

el sentido de MacArthur y Wilson (1967), ni siquiera en el de Brown (1978), sino porciones de unidades mayores a nivel sudamericano.

La relación número de especies-área está fuertemente influenciada por la presencia de quirópteros; si se los excluye del análisis, la regresión toma forma de una parábola con el vértice hacia arriba (Fig. 10), que indica que las relaciones entre el número de especies no voladoras y el área de la unidad no son lineales. Esto se debe a que los quirópteros representan aproximadamente el 52.2% de las especies presentes en la Sabana. La riqueza de especies en este tipo de ambientes (e.g. Cerrado de Brasil) está estrechamente asociada a los bosques de galería y a las islas de bosque, más que a la extensión de los pastizales (Redford y Fonseca, 1986).

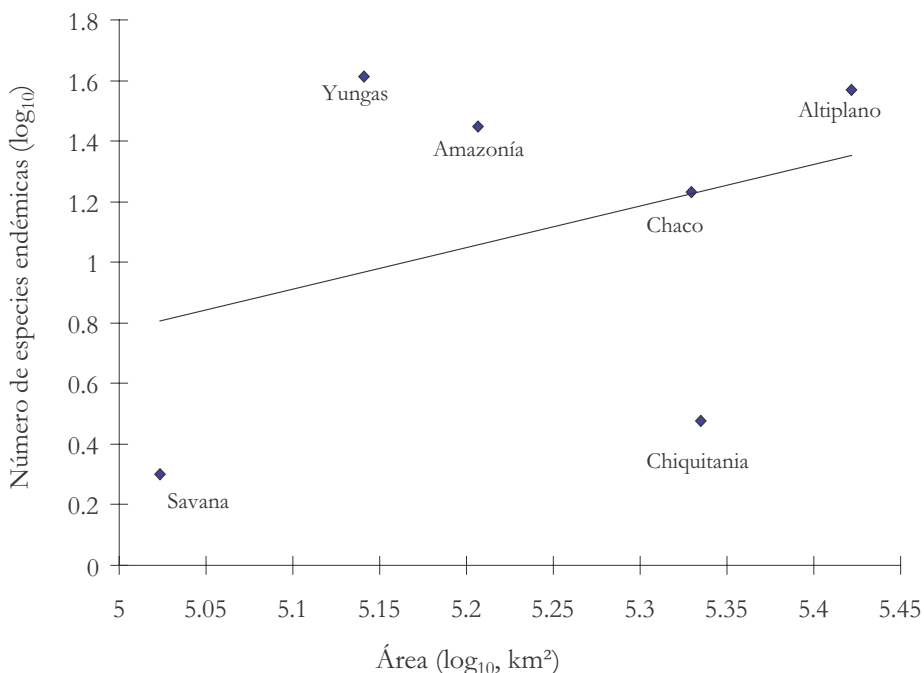


Figura 11. Relación entre el número de especies endémicas regionales y el área de las ecorregiones. Los Yungas merecen especial atención puesto que con una área relativamente pequeña presenta un alto número de endémicos.

La regresión entre el número de especies endémicas regionales y el tamaño del área es positiva (Fig. 11); es decir, las ecorregiones relativamente pequeñas (e.g. Sabana) presentan un bajo número de especies endémicas y las ecorregiones grandes (e.g. Altiplano) tienen un número alto de endémicos. Tanto el Chaco como la Amazonía tienen el número de especies endémicas correspondientes al tamaño del área. Los dos extremos son el Altiplano que con un área relativamente grande, también tiene alto número de especies endémicas, y la Chiquitania que, siendo una unidad relativamente grande, tiene pocos taxa endémicos.

Finalmente, vale la pena mencionar que las áreas de mayor diversidad no corresponden a las áreas de mayor endemismo tanto a nivel regional como nacional.

Esta relación tiene importantes implicaciones para la conservación. Ceballos y Rodríguez (1993) encontraron la misma relación estudiando mamíferos mexicanos.

CONSERVACIÓN

Hablar del estado de conservación de los mamíferos bolivianos no es una tarea fácil. Aunque en esta década el volumen de información se ha incrementado, en muchos casos son informes no publicados y/o poco balanceados. Las especies que han merecido una mayor atención pertenecen a grupos conspicuos como primates (Kempff, 1982), camélidos (e.g. Cardozo, 1980), felinos (Pacheco y Salazar, 1996) y úrsidos (Salazar y Anderson, 1990). Sin embargo, aún en estos grupos los datos son escasos y los problemas potenciales en la conservación de estas especies son extrapolaciones a nivel nacional de estudios geográficamente restringidos. Por consiguiente, es común que las listas de especies consideradas en peligro o “elementos especiales” están sesgadas hacia las especies carismáticas y conspicuas (e.g. Ergueta y Sarmiento, 1992; Flores y Ergueta, 1988).

La historia de las legislaciones conservacionistas bolivianas se remonta al siglo XIX. En 1832 se promulgó la Ley de la Veda a la caza de la chinchilla (*Chinchilla lanigera*). En décadas subsecuentes, se promulgaron vedas y otras regulaciones en forma de leyes y decretos presidenciales para la mayoría de mamíferos, especialmente para especies distribuidas en el Altiplano y de tamaño corporal relativamente grande. En 1986 se promulgó la Ley de Veda Total, reforzada y ligeramente modificada en 1990, en la que se declaró la veda total y general a la captura, acoso y acondicionamiento de animales silvestres, sus productos derivados, a excepción de la colecta de especímenes con fines científicos y productos confeccionados con animales no contemplados en el Apéndice I de CITES (Convención Internacional para el Tráfico de Especies de Flora y Fauna Silvestre; Ergueta y Sarmiento, 1992). Se debe mencionar que, aunque la legislación boliviana declaró vedas parciales o totales, en la práctica las leyes no se cumplen de manera estricta, principalmente por los pocos recursos del gobierno para reforzarlas.

Flores y Ergueta (1988) y Ergueta y Sarmiento (1992) generaron a través del Centro de Datos para la Conservación (CDC) un listado de las especies consideradas “elementos especiales” para la conservación, ya sea por que están sujetas a algún tipo de presión antrópica o porque su hábitat está siendo destruido de una manera acelerada. Las especies se clasifican en dos categorías: aquellas que deben ser consideradas en planes de manejo a corto y mediano plazo por un lado, y por el otro, aquellas especies que podrían ser consideradas vulnerables o en peligro de

extinción, según las categorías de la UICN (Thornback y Jenkins, 1982). El estudio incluyó 20 especies de mamíferos; sin embargo, no se mencionan los criterios que se utilizaron en la selección de las especies, ni tampoco con que tipo de información se evaluó la asignación de una especie a una determinada categoría.

En el proceso de la edición de este volumen salió a la luz el libro rojo de los vertebrados de Bolivia (Ergueta y de Morales, 1996). En este libro, fruto de un seminario realizado en 1995, se presentan 62 especies de mamíferos categorizadas de acuerdo a la UICN. Los criterios y las metodologías utilizadas en este análisis y el del libro rojo son diferentes y las conclusiones a las que llegan ambos trabajos difieren en el número de especies incluídas. Ergueta y de Morales (1996) sugieren que 62 especies de mamíferos sean categorizadas de acuerdo a los criterios de la UICN, mientras este análisis solamente consideró 32 especies "importantes para la conservación". Sin embargo, 26 especies propuestas en el trabajo de Ergueta y de Morales (1996) son categorizadas como indeterminadas o poco conocidas aquí.

El tipo de información necesaria para la evaluación del estado de conservación de las especies de mamíferos idealmente consideraría datos sobre tamaños poblacionales y la dinámica de las mismas (por ejemplo, UICN), pero en Bolivia este tipo de información es inexistente y casi imposible de generar a corto plazo. Por lo tanto, para generar una visión más general de las necesidades de conservación de los mamíferos bolivianos se debe recurrir a metodologías relativamente más simples, con el objetivo de elaborar una clasificación menos arbitraria y sesgada, que incluya todas las especies de mamíferos del país.

Tal metodología (Sparrowe y Wight, 1975) básicamente utiliza criterios biológicos como tamaño corporal y el grado de restricción a un hábitat, así como criterios sobre el impacto de actividades antrópicas (e.g. tráfico) a los que se asignan valores en diferentes escalas. Así, cada especie recibe un valor numérico que debería entenderse como una aproximación relativamente objetiva al grado de importancia para la conservación de esa especie. Recientemente, Millsap *et al.* (1990) y Ceballos y Navarro (1991) utilizaron un sistema similar.

En el análisis se consideraron los siguientes criterios: presión antrópica directa, criterios biológicos, endemismo, la inclusión de la especie en otras lista de conservación, así como el área de distribución en Bolivia. Cada una de estas categorías se dividieron en subcategorías. Por ejemplo, los criterios biológicos se subdividieron en grupo trófico, peso corporal y valor taxonómico, y a cada una de estas subcategorías se le asignó un valor entre 1 y 5 (cuadro 7). La ponderación de los valores se realizó de la siguiente manera: valores de 1 fueron asignados a todas las subcategorías, excepto al peso corporal (1-5), al valor taxonómico (1-3) y al grado de

Cuadro 7. Criterios en la clasificación de las especies de mamíferos bolivianos con fines de conservación. Modificado de Ceballos y Navarro (1991).

Criterio	Valor
1. Caza con fines comerciales	1
2. Caza de subsistencia	1
3. Caza por ser considerada dañina	1
4. Inclusión en otras listas	1
5. Hábitos carnívoros	1
6. Peso corporal	1 a 5
7. Valor taxonómico	1 a 3
8. Restricción a un habitat	1
9. Endemismo	1
10. Area de distribución en Bolivia	1 a 3

distribución en el país (1-3). En la ponderación del peso corporal se utilizó el valor del logaritmo natural del peso promedio de la especie; si el $\log_{10}$ era 0 a 0.99, la especie recibió un valor de 1, pero si el valor fue de 1 a 1.9, la especie recibió un valor de 2 y así sucesivamente. En el caso del valor taxonómico, lo que se consideró fue el grado de singularidad de la especie; si la especie es miembro de un género monotípico y de una familia monotípica, la especie recibió un valor de 3. En el caso del grado de distribución en Bolivia, la especie recibió un valor de 3 si era conocida de solamente una localidad y unos pocos ejemplares. Los resultados de este análisis indican que una especie, la chinchilla (*Chinchilla lanigera*) está extirpada del país y otras 31 deben ser consideradas importantes para la conservación.

Especies extintas

Chinchilla lanigera: La chinchilla se considera extirpada del país, puesto que los últimos registros de esta especie en territorio boliviano, probablemente en el Depto. Cochabamba, son de principios de 1911. Se presume que existía también cerca a la frontera con Chile y Perú (Anderson, 1993). A principios de siglo la demanda por su piel fue el factor determinante en su extinción (Allen, 1942).

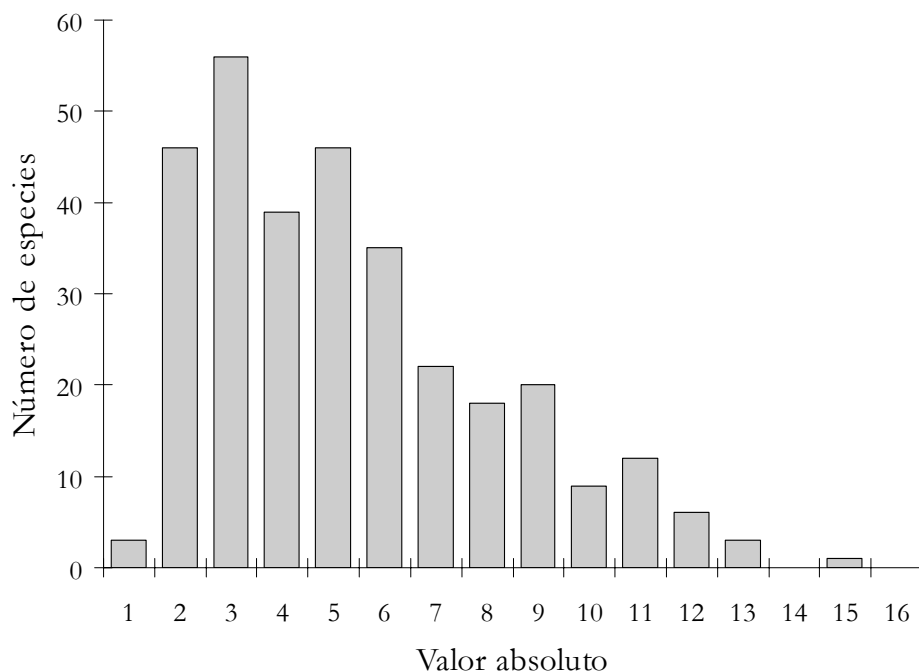


Figura 12. Distribución de los valores obtenidos por 316 especies de mamíferos bolivianos, siguiendo los criterios mencionados en el texto para categorizar y priorizar aspectos relacionados con conservación. Las especies consideradas en riesgo de extinción son aquellas con más de nueve puntos.

Especies en riesgo

Las especies incluídas en este grupo son aquellas con valores mayores a 10 puntos (Fig. 12). Esta lista está compuesta de la siguiente manera: siete primates, tres xenartros, nueve carnívoros, ocho artiodáctilos, un perisodáctilo y tres roedores. Tanto los primates como los carnívoros representan el 35% del total de sus grupos respectivos. Las ocho especies de artiodáctilos representan el 57% de toda la fauna boliviana de artiodáctilos y según esta aproximación, son el grupo con mayores problemas en lo que a conservación se refiere en Bolivia.

Aotus nigriceps: Esta especie de mono nocturno está distribuída al norte del río Madre de Dios y es conocida solamente de un par de localidades en Bolivia. En esta área y a ambos lados de la frontera boliviano-peruana, son considerados comunes (Soini *et al.*, 1989). Probablemente la deforestación es el factor determinante para la disminución de las poblaciones de esta especie.

Callicebus modestus: Hershkovitz (1990) consideró a esta especie válida y endémica para Bolivia, de la cual sólo se conocen dos ejemplares de la localidad típica.

Callicebus olallae: Elevada a nivel específico por Hershkovitz (1990), esta especie es endémica para Bolivia y se conoce solamente de la localidad típica (La Laguna, 5 km de Santa Rosa, Departamento del Beni). El estado de sus poblaciones es desconocido, pero el hecho de que se conozca sólo un ejemplar de la localidad típica indica que debe ser prioridad en los planes de conservación y estudio.

Alouatta guariba: Esta especie fue reportada para Bolivia por Hill (1962). Tiene poblaciones disjuntas en la costa este de Brasil y en Bolivia. Las poblaciones bolivianas están concentradas en el Departamento del Beni y pueden representar una subespecie diferente. Se desconoce el estado de las poblaciones.

Pithecia irrorata: Esta especie alcanza el límite suroeste de distribución en Bolivia, en donde sólo es conocida de dos localidades en el extremo noroeste del Departamento de Pando. El estado de sus poblaciones es incierto; sin embargo, las estimaciones de las tasas de deforestación para Bolivia (Nagashiro, 1992) sugieren que esta especie es vulnerable.

Cebuella pygmaea: Conocida de una localidad en Cobija, en el Departamento de Pando, en el límite entre Bolivia y Brasil, sufre potencialmente las mismas presiones que otras especies de monos, como pérdida de hábitat por deforestación. Además, existen datos que sugieren que su comercio como mascota es relativamente importante (L. Rea, com pers.).

Callimico goeldii: Su área de distribución en Bolivia está completamente restringida al bosque alto en la porción noroeste de Pando, en el norte del país. La deforestación, asociada a un patrón de distribución discontinuo, son las principales causas de peligro para las poblaciones de esta especie (Pook y Pook, 1981).

Choloepus hoffmanni: Esta especie conocida en solamente tres localidades, en La Paz, Cochabamba y Beni (Salazar *et al.*, 1991). Está completamente restringida al bosque amazónico y al bosque del piedemonte cordillerano. Además de estar potencialmente en peligro debido a la deforestación, es también cazada por su carne (K. Redford y A. Stearman, com. pers.).

Priodontes maximus: Esta es una de las especies con mayores presiones de caza, ya que su carne es altamente apreciada en Bolivia. Aunque está ampliamente distribuida (Emmons y Feer, 1990), es rara en todas partes y está extirpada de los alrededores de los centros poblados.

Dasypus kappleri: Esta especie de armadillo es extremadamente rara en Bolivia. Solamente se la conoce de dos localidades y el estado de sus publicaciones es desconocido (Ibañez *et al.*, 1994; Lönnberg, 1942). Lönnberg (1942) describió el ejemplar de Pando como una subespecie diferente. Debido a su tamaño (hasta 12 kg) es cazada por su carne (Wetzel, 1982).

Chrysocyon brachyurus: El lobo de crin, distribuido principalmente en el Chaco, es uno de los carnívoros protegidos por leyes nacionales e internacionales. Sin embargo, en el Beni es cazado por los granjeros que la consideran una especie dañina. Está principalmente asociada a sabanas y pastizales (Langguth, 1975) y otro factor que amenaza el estado de sus poblaciones son las quemadas frecuentes y estacionales de las mismas en áreas donde existe ganado.

Atelocynus microtis: Esta especie es conocida de sólo cuatro localidades en Bolivia. Aunque aspectos de su ecología son pobremente conocidos, parece estar estrictamente asociada al bosque primario, y es rara a lo largo de su amplia área de distribución (Emmons y Feer, 1990). La deforestación y la expansión de las áreas habitadas y la frontera agrícola podrían poner su sobrevivencia en peligro.

Speothos venaticus: Esta es una de las especies neotropicales menos conocida. Tiene una amplia distribución en Sudamérica, pero es extremadamente rara (Emmons y Feer, 1990). Al parecer es muy huraña a la presencia humana, puesto que muy pocos miembros de etnias habitantes de bosques y selvas la han visto o la conocen.

Tremarctos ornatus: El oso de anteojos o jucumarí, es una de las especies de mayor tamaño del país. Está completamente restringida a los bosques de Yungas y a las

áreas no arboladas del páramo (Salazar y Anderson, 1990). Está amenazada por la creciente disminución de los bosques de Yungas y la caza sistemática. Es cazado por ser considerado una plaga, además de que su carne es comestible, y porque se le atribuyen poderes sobrenaturales a su grasa y carne.

Pteronura brasiliensis: Conocida del área del Parque Nacional Amboró, cerca a Santa Cruz de la Sierra y en el Parque Nacional Manuripi-Heath (Lobao-Tello, 1986), en Reserva Nacional Ríos Blanco y Negro, su área de distribución se ha reducido debido principalmente, a la caza por su piel. Emmons y Feer (1990) sugieren que también es cazada por una supuesta competencia con el hombre por recursos pesqueros. El hecho de que esté restringida a ambientes acuáticos y a que es bastante conspicua la hacen muy vulnerable y, por ende, prioritaria para la conservación.

Oncifelis colocolo: Esta especie de felino se conoce solamente de dos localidades en Bolivia. Sin embargo, registros visuales y con base en las pieles confiscadas por organismos nacionales, muestran que está ampliamente distribuida en áreas entre 200 y 3,000 msnm en los Departamentos de Pando y Santa Cruz (Pacheco y Salazar, 1996). Su caza indiscriminada y la destrucción del hábitat son las razones más importantes en la reducción de sus poblaciones.

Oreailurus jacobita: Este felino, estrictamente asociado al Altiplano, es probablemente una de las especies más amenazadas en Bolivia. Existen registros de tres localidades y es muy raramente visto aún por pobladores de los más remotos lugares del Altiplano boliviano, los que comentan que las poblaciones parecen haber declinado desde la década de los años 60.

Panthera onca: El jaguar es intensamente perseguido por cazadores con fines comerciales o por que es considerado peligroso tanto para humanos como para el ganado. En la década de los años 1980 se organizaron safaris para alemanes, franceses e ingleses en el este del Departamento de Santa Cruz, casi con la frontera con el Brasil. Esto, aunado a la destrucción del hábitat y a la deforestación, han hecho que sus poblaciones hayan disminuído.

Puma concolor: El león americano o puma, una de las especies de mayor distribución en América, en Bolivia está restringida a parches de hábitat lejos de las poblaciones humanas. Pobladores tanto del Altiplano como de las tierras bajas, cazan a los

pumas porque los consideran dañinos para el ganado de llamas, alpacas, vacuno y ovino.

Tapirus terrestris: El tapir es una especie generalmente cazada para consumo humano, especialmente si otras piezas de caza como chanco de monte (*Tayassu* sp) y monos no están disponibles (Ergueta y Sarmiento, 1992). Esta presión está probablemente llevando las poblaciones a niveles bajos; en los alrededores de centros con poblaciones importantes los tapires prácticamente han desaparecido.

Catagonus wagneri: El pecarí del Chaco solamente se conoce de tres localidades bolivianas en el Departamento de Tarija (Wetzel, 1977a; Mayer y Brandt, 1982). SOWLS (1984) ha sugerido que la expansión de la frontera agropecuaria, y el consiguiente incremento de poblaciones humanas, han resultado en una disminución de sus poblaciones. Se considera una especie amenazada de extinción (UICN, Baillie y Groombridge, 1996).

Lama guanicoe: La que parece la única población de guanacos en Bolivia fue registrada muy cerca a la frontera entre Santa Cruz, Chuquisaca y Paraguay (Ibañez *et al.*, 1994; Reed, 1992). Repetidos intentos de ubicar la especie en la frontera peruano-boliviana y chileno-boliviana han mostrado que la población del Chaco es probablemente la última presente en el país (J. Salazar, obs. pers.). Ibañez *et al.* (1994) mencionan que los guanacos eran cazados en 1986 para obtener pieles y carne, por lo que esta especie está cerca de ser extirpada del país.

Vicugna vicugna: La vicuña es probablemente la especie que más atención ha recibido en lo que se refiere a su conservación y uso sostenible en los países andinos. Estimaciones de los tamaños poblacionales en los últimos tres lustros muestran que ha tenido una recuperación más o menos constante desde el establecimiento de las reservas de vida silvestre en el Altiplano boliviano. Sin embargo, pobladores de las áreas andinas sugieren que cazadores furtivos (tanto nacionales como extranjeros) hacen caso omiso de la regulaciones internacionales y cazan en territorio boliviano (J. Salazar, obs. pers.).

Blastoceros dichotomus: El ciervo de los pantanos es la especie más grande de las presentes en Sudamérica. Al parecer es relativamente común en las sabanas inundables del noreste boliviano. Sin embargo, por lo menos dos factores inciden negativamente en sus poblaciones: una alta presión de caza ejercida especialmente

en la época seca, cuando los cuerpos de agua, a los que este ciervo está generalmente asociado, se reducen en extensión y a la posible competencia, por agua y pastos, con el ganado vacuno (Thornback y Jenkins, 1982).

Hippocamelus antisienis: En Bolivia este venado está restringido a ambos flancos de la cordillera oriental. Es una especie muy perseguida, especialmente por cazadores deportivos y porque la carne es muy apetecida por los campesinos. Poco se conoce sobre su ecología y el estado de sus poblaciones; sin embargo, existen evidencias de que actualmente sólo se encuentran en zonas casi inaccesibles, arriba de los 5,000 msnm.

Mazama bricenii: Este pequeño venado se conoce solamente de algunas localidades en el bosque de Yungas de los Andes de Perú y Bolivia. Sólo dos localidades se conocen en este último país. Aunque no hay registros confiables, pobladores de la región de Zongo, Departamento de La Paz, han reportado a esta especie como una pieza preferida de caza. Otro factor que amenaza su sobrevivencia es la creciente conversión de los bosques de Yungas a cultivos y la creciente deforestación causada por la construcción de caminos.

Odocoileus virginianus: Esta especie que está ampliamente distribuida en América, alcanza su límite meridional de distribución en Bolivia (Emmons y Feer, 1990). Jungius (1974) publicó un estudio de este venado de la Cordillera de Apolobamba en el Departamento de La Paz. Es probable que poblaciones tengan fuertes presiones de cacería; sin embargo, se desconoce su situación actual.

Ozotocerus bezoarcticus: El ciervo de las pampas es una especie asociada a los pastizales de las tierras bajas, especialmente en el Departamento de Santa Cruz. De hecho, se conoce de solamente dos localidades en Bolivia, una en el Parque Nacional “N. Kempff Mercado” y otra de la región de Concepción. La presión de caza, la desertificación y la conversión de los pastizales de tierras bajas a dunas de arena en la región alrededor de Santa Cruz, son factores relacionados con su rareza.

Ctenomys lewisii: Esta especie de tuco-tuco es endémica de Bolivia, donde se conoce solamente de un par de localidades en Tarija. En esta región parece ser relativamente común, pero J. Cook (com. pers.) considera que entre 1986 y 1990, hubo una disminución en los tamaños poblacionales. Pobladores del área comentaron el hecho que la piel tostada de este animal se utiliza como un supresor de tos y que la

carne es indicada para niños que sufren de desnutrición. Estas dos formas de uso, así como el incremento de la población humana en el área, y por consiguiente carnívoros domésticos, parecen ser factores importantes en la disminución de los números poblacionales (J. Cook, com. pers.).

Myocastor coypus: El coypu se conoce de cuatro localidades en Bolivia. En el pasado fue perseguido por su piel. No existe información actual sobre el estado de sus poblaciones, pero se estima que pueden estar declinando debido a que no existen registros nuevos de la especie en los últimos treinta años.

Dinomys branickii: La pacarana es un gran roedor restringido en su área de distribución en Bolivia a los bosques de Yungas, de La Paz y Cochabamba, en donde se le conoce solamente de dos localidades. Además de estar amenazada por la destrucción del hábitat, por la deforestación para agricultura y la apertura de caminos, también es cazada por su carne. Es importante notar que las poblaciones humanas en los Yungas se han incrementado considerablemente en los últimos 10 años (INE, 1988).

Factores que amenazan la fauna silvestre

En Bolivia, los niveles y las formas de uso de los recursos de vida silvestre son diferentes entre regiones. Dependiendo del área geográfica tanto la composición de las comunidades de mamíferos, como las formas de uso cambian. Por otra parte, hay varias formas en las que la actividad humana amenaza la fauna de mamíferos silvestres. Estas se pueden agrupar en cacería (actividades cinegéticas) y destrucción del hábitat.

Cacería

Indudablemente la caza es una actividad que, si no es regulada adecuadamente, va directamente en detrimento de la vida silvestre. En Bolivia se practican diferentes tipos de cacería, que tienen diferentes impactos sobre las poblaciones de mamíferos silvestres.

La carne de monte es muy apreciada aún en regiones donde hay excedentes de productos ganaderos, como es el caso del oriente boliviano donde se cría casi el 80% del ganado vacuno comercializado en el país. Se pueden diferenciar al menos dos tipos de caza de subsistencia: la practicada por etnias culturales y la practicada por colonos recientes. En las poblaciones indígenas (por ejemplo Yuquis, Yuracaré

y Esse Eija), la obtención de proteína animal proviene tradicionalmente del monte y es relativamente selectiva en cuanto a las especies cazadas. Los pocos datos existentes (K. Redford y A. Stearman, com pers.; W. Townsed, com. pers.) para diferentes etnias en varias regiones del país, apuntan a los primates (*Ateles*, *Alouatta seniculus*, *Cebus apella*, *Aotus azarae*), a los chanchos de monte (*Tayassu pecari* y *Pecari tajacu*) y a los jochis (*Dasyprocta punctata* y *Agouti paca*) como los grupos más importantes. Sin embargo, otros elementos como *Mazama* (dos especies), *Tapirus terrestris*, *Potos flavus*, *Choloepus hoffmani*, *Dasybus novemcinctus*, *Bradypus variegatus*, *Bassaricyon alleni* y *Nasua nasua* son elementos alternativos en la dieta. Este tipo de cacería de subsistencia no sólo es practicada tradicionalmente por etnias, sino que es una práctica común en asentamientos de colonos, que por lo general cazan menos especies.

Por otra parte, existen restaurantes, especialmente a lo largo de caminos troncales como Santa Cruz de la Sierra-Trinidad y Cochabamba-Santa Cruz, en los que se ofrece carne de monte como alternativa a los viajeros, aunque el impacto de este tipo de actividades es más bien localizado.

La cacería para comercio es la actividad cinegética con el impacto más severo, sobre todo de las especies altamente cotizadas en el mercado nacional e internacional como felinos, ciervos y chanchos de monte. En 1966 fueron exportadas 50,000 pieles de pecarí y 39,000 pieles de ocelote (*Leopardus pardalis*) únicamente del Beni y Santa Cruz (Ergueta y Sarmiento, 1992). Pacheco (1992) estimó que entre 1983 y 1984 se exportaron un total de 32,477 pieles de chanchos de monte. En el período anterior (1982-4) salieron del país un total de 2,780 pieles (Morales, 1990). Jorgenson y Jorgenson (1991) puntualizan que entre 1982 y 1984, Bolivia exportó hacia los Estados Unidos 70 cargamentos con 7,718 partes, productos o derivados de mamíferos regulados por CITES, que incluyeron pieles, trofeos, pedazos de piel, garras y otros. Estos cargamentos representan el 23% de las exportaciones hacia los Estados Unidos, lo que convirtió a Bolivia en el país latinoamericano con más exportaciones hacia ese país en ese período.

El comercio internacional parece estar disminuyendo debido a las regulaciones (Jorgenson y Jorgenson, 1991). Sin embargo, el comercio a nivel nacional, que es mucho más difícil de cuantificar, parece no haber disminuído. Es común encontrar en los centros comerciales de La Paz, Cochabamba y Santa Cruz, marroquinerías (tiendas donde se ofrecen productos de cuero y/o sus derivados) en las que se exhiben billeteras y cinturones fabricados con pieles de felinos, lobitos de río (*Lutra longicaudis*), capibaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*), chanchos de tropa (*Tayassu pecari*) y londras (*Pteronura brasiliensis*). El efecto de esta actividad

sobre la fauna silvestre es muy difícil de evaluar por lo escaso de los datos y lo ilegal del comercio.

La caza de animales vivos con fines de exportación es también una actividad vigente en el país. Entre 1982 y 1984, 357 cargamentos conteniendo 3,112 animales vivos, principalmente primates, fueron exportados hacia los Estados Unidos, lo que representa 44.4% del total de exportaciones para ese período (Jorgenson y Jorgenson, 1991). Estos datos muestran a Bolivia como el mayor exportador de mamíferos regulados por la convención CITES en ese período. Pero aún las pocas estimaciones existentes son contradictorias; por ejemplo, Pacheco (1992) estimó que entre 1983 y 1984 se exportaron 262,000 *Saimiri sciureus*, mientras que Morales (1990) anota que entre 1982 y 1984 sólo se exportaron 5,265 primates.

Otros tipos de cacería incluyen a la caza con objetivos tradicionales (e.g., amuletos, objetos rituales y medicinas), la caza deportiva y la caza "turística". En Latinoamérica y en Bolivia son utilizadas especies carismáticas con fines tradicionales, que se pueden dividir en tres componentes: medicinal, como es el caso de la piel de *Ctenomys levisi*; ritual, por ejemplo fetos de llamas y alpacas se "ofrendan" a la Madre Tierra o Pachamama, o el hocico de zorro andino, que es considerado un amuleto de buena suerte; y folclórico, por ejemplo, el caparazón de *Chaetophractus nationi* es utilizado en la fabricación de charangos en el altiplano. Estos usos no deben considerarse inocuos; por ejemplo, el quirquincho parece estar disminuyendo debido al uso generalizado de su caparazón (F. Flores y C. Miranda, com. pers.) y se considera en peligro de extinción por autoridades chilenas donde también se le da este uso (Glade, 1988).

La caza deportiva no está regulada y no existen vedas ni cotos de caza, ni cuotas por persona. Existen dos principales clubes de caza y pesca en Bolivia (Santa Cruz y Tarija) y en menor escala en La Paz y Cochabamba. El mayor impacto de esta actividad es que las especies utilizadas como trofeos son prioritarias para la conservación, como el jaguar, el oso andino y los venados. Finalmente, la caza turística se inició a mediados de 1980, cuando se organizaron safaris hacia el este de Bolivia, en las cabeceras del río Paraguay y cerca a la Laguna Cáceres. El impacto de esta actividad no ha sido estimado.

Destrucción del hábitat

Otra forma directa en que la actividad humana tiene impacto sobre la fauna es la modificación y destrucción del hábitat. Las principales modificaciones son la deforestación (Nagashiro, 1992), la habilitación de tierras para agricultura y ganadería y la contaminación (Sarmiento, 1992).

Según el Instituto de Recursos Mundiales (WRI, 1992), los bosques naturales de Bolivia ocupan el octavo lugar en extensión en el mundo. Un estudio de Brockmann (1978) con base en imágenes de satélite indicó que existían 56,468,400 ha. Estos datos, actualizados por un convenio internacional por instituciones bolivianas en conjunto con el Instituto de Investigaciones Especiales de Brasil, sugieren que el área boscosa total de la Amazonía boliviana es de 40,253,800 ha (Anónimo, 1992).

Probablemente, más importante que conocer el área total de los bosques en Bolivia, es la estimación de la tasa anual de deforestación. Las estimaciones realizadas por varios investigadores sugieren que la tasa de deforestación ha aumentado en los últimos 15 años. Por ejemplo, Stolz (1978) calculó 46,000 ha/año; la FAO (Anónimo, 1983) estimó 83,000 ha/año, mientras que otros autores (Goitia, 1988) calcularon 200,000 ha/año. Nagashiro (1992) sugirió que la tasa de deforestación de la Amazonía boliviana fue de 80,087 ha/año para el período 1985-1990, sin contar a otras zonas boscosas (e.g., Yungas, Chaco, Chiquitanía) que han sido intensamente deforestadas.

Si bien las estimaciones de deforestación se realizaron con diferentes metodologías, las tasas aumentan directamente con el año en el que se realizaron. En la mayoría de los casos, las estimaciones no contemplan bosques no Amazónicos, como los de las estribaciones de la cordillera en el sur del país o el Bosque Boliviano-Tucumano (Hueck, 1978). Tampoco se consideraron bosques altoandinos, como los bosques y bosquecillos de *Pohlylepis* y *Buddleja*.

Las causas más importantes de deforestación están asociadas a la expansión de la frontera agrícola. Este es el caso en el Departamento de Santa Cruz, donde en las últimas cuatro décadas se concedieron grandes extensiones de tierras para la agricultura a gran escala, especialmente de algodón, caña y soya, como resultado de la Revolución Nacional y la Reforma Agraria (Henkel, 1982). La deforestación con estos fines también ha sido practicada en otras regiones del país. En los casos más extremos (v.gr., Tarija), la deforestación asociada a sobrepastoreo y suelos frágiles y arenosos, ha provocado serios problemas de erosión (Morales, 1990).

El drenaje de bajíos (sabanas inundables) y pantanos semipermanentes en el trópico boliviano (Sarmiento, 1992), para crear zonas de pastoreo para el ganado vacuno es una forma de destrucción del hábitat. Aunque hay algunos casos documentados, como en el caso del Departamento Beni, no existen estadísticas a nivel nacional o regional, sobre la proporción de humedales transformados en campos de pastoreo.

Los bosques de los flancos orientales de los Andes son considerados muy frágiles y cuando se encuentran sujetos a deforestación, los niveles de erosión hídrica son extremos (Morales, 1990). Estos bosques actualmente están siendo desplazados para la construcción y ampliación de caminos.

Sistema Nacional de Áreas Protegidas

En un intento por establecer una relación entre la diversidad mastofaunística y las unidades de conservación en Bolivia, Anderson (en Cardozo, 1988) consideró que 80 especies de mamíferos, sin considerar mурidos ni quirópteros, estaban presentes en, al menos, un área de conservación. Más importante aún es el hecho de que ningún inventario de las áreas de conservación tiene estimaciones confiables de la abundancia relativa de ni siquiera las especies más conspicuas.

Marconi (1989) hizo un análisis del estado de las áreas de conservación del país y posteriormente definió el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) como el sistema que comprende "... las áreas protegidas existentes en el territorio nacional como un conjunto de áreas de diferentes categorías que, ordenadamente relacionadas entre sí, y a través de su protección y manejo, contribuyen al logro de los objetivos de la conservación" (Marconi y Villalba, 1992).

Existen 44 áreas protegidas (Morales, 1990) que incluyen desde Parques Nacionales y Estaciones Biológicas, hasta Reservas Forestales. El SNAP considera que 33 áreas "contribuyen a la conservación de la diversidad biológica de manera significativa y que tienen importancia nacional" (Marconi, 1992) y que en conjunto, constituyen 10.2% del territorio nacional. Existe una segunda categoría de áreas de conservación, denominada áreas complementarias, que servirían de apoyo al SNAP. Basado en el sistema de clasificación ecológica planteado por Ribera (1992), no todas las unidades ecológicas presentes en Bolivia estarían contempladas en el SNAP (Marconi y Villalba, 1992). Una evaluación crítica del estado de las unidades de conservación (Marconi, 1992), encontró severos problemas de tipo legal, falta de recursos humanos, falta de capacidad institucional e impacto de actividades antropogénicas en la mayoría de las unidades. De hecho, a principios de 1994, sólo cinco de las áreas protegidas contaban con una administración mínima y sólo una con un plan de manejo (Anónimo, 1994). A la fecha, se ha dado un paso importante hacia la solución de estos problemas, con la instrumentación del "Proyecto de Conservación de la Biodiversidad y de los Ecosistemas en las Áreas Protegidas de Bolivia - PCBB".

A pesar de esto, es peligroso suponer que las especies de mamíferos presentes en áreas de conservación están de alguna manera protegidas a largo plazo. Es mucho lo que aún falta por hacerse para consolidar y asegurar la diversidad biológica nacional.

COMENTARIO FINAL

El futuro de la mastozoología en Bolivia depende de tres factores, dos de los cuales están estrechamente relacionados. Por un lado, se necesita un grupo de investigadores que forme una masa crítica alrededor de la cual se desarrollen estudios en varios aspectos, desde biología básica, sistemática, evolución y ecología, hasta biología aplicada, como la regulación de las actividades cinegéticas, estudios de la importancia de mamíferos en la transmisión de enfermedades infecciosas y la conservación de las especies prioritarias. Por otro lado, se necesita que esta masa crítica se establezca en universidades y museos de historia natural. Es imprescindible la formación de personal académico con estudios en el exterior, para eventualmente desarrollar un curriculum de posgrado en el área de biología con énfasis en mastozoología Neotropical. Es importante, también, que se desarrolle un programa de estudios que incluya todos los aspectos de la mastozoología sin detrimento de otras áreas de estudio, ya que la interacción multidisciplinaria proveerá con los fondos necesarios para el mantenimiento de colecciones y otras necesidades curatoriales.

La importancia de tener gente capacitada dirigiendo y trabajando en colecciones de historia natural es primordial para organizar, producir y manejar información que esté basada en datos tangibles y de inmediata verificación (especímenes). Esta base de datos será la fuente de la que se desprenderán otro tipo de estudios. El papel de las universidades como generadoras de ideas y la posibilidad de darle continuidad al trabajo de esta “masa crítica”, producirá un efecto multiplicador, que reforzará y estructurará el futuro de la mastozoología en Bolivia.

El tercer aspecto es buscar fuentes de financiamiento alternativos. Tradicionalmente, el mayor financiamiento ha sido proporcionado por organizaciones gubernamentales y no-gubernamentales con fuertes lazos con el gobierno (e.g. USAID y LIDEMA). Será función de esta masa crítica identificar y ejecutar proyectos de interés para el sector salud y privado que generen el financiamiento requerido.

ABSTRACT

Research on Bolivian mammals has been sporadic until fairly recently. Until the late 1950's, surveys of Bolivian mammals occurred infrequently and over limited portions of the country. In the 60's and 70's, there was a growing interest in Bolivian mammals, especially by foreign scientists. Two conspicuous exceptions are the work on South American camelids by Dr. Armando Cardozo and the studies of Professor Noel Kempff Mercado. Professor Kempff had a broad interest in natural history that resulted in, among other things, the establishment of the Santa Cruz Zoo. It was not until the early 1980's that other Bolivian scientists became interested and involved in the study and characterization of mammals.

Despite the increased interest in mammalogy by national and foreign scientists, such as Sydney Anderson and Terry Yates, Bolivia is still poorly collected and characterized faunistically. If Bolivia is divided into quadrats of ca. 281,000 hectares (or 30' x 30' latitude and longitude), only 50.6% of them have at least one collecting locality recorded for mammals. Moreover, 34% of the mammals of Bolivia are known from only 1 or 2 localities and 51% are known from less than six localities.

Type localities for 44 species of recent mammals occur in Bolivia; this list includes six marsupials, one bat, three primates, three armadillos, one carnivore, two deers, and 28 rodents.

Currently, 316 species of wild mammals have been recorded from Bolivia. Of this, 35% are rodents, 33% are bats, 8.2% are carnivores, 7.6% marsupials, 6.3% are primates, 5% xenarthrans and 4.4% artiodactyles. Cetaceans, tapirs and rabbits combined represent less than 1% of the total. Bolivia represents only 6% of the South American land mass and includes only continental habitats, but contains 35% of all the mammalian species known from South America and 30% of all species of the Neotropics. Only four South American orders (Sirenia, Insectivora, Microbiotheria and Paucituberculata) are not yet known from Bolivia. One genus and 17 species are endemic to Bolivia.

For the purpose of this analysis on distribution and zoogeography, Bolivia can be subdivided into six ecological units: Altiplano, Yungas, Amazonia, Sabana, Chiquitania and Chaco. In general these units concur with those in Ergueta and Salazar (1991) and Moraes and Beck (1992).

An analysis of species by unit, revealed Amazonia to be the richest unit (152 species), followed by Chiquitania (143), Chaco (114), Yungas (114), Savana (114) and Altiplano (53 species). In all of these units, both rodents and bats were the most numerous orders. In Amazonia, Chiquitania and Savana, bats represent between 45 and 52% of the mammalian community and are three times as diverse as rodents. In the Chaco and Yungas units, the contribution of bats and rodents is approximately equal; in the Chaco these two orders represent 27 and 31.5% respectively, whereas in Yungas this relationship is 35 to 33%. In the Altiplano, rodents contribute 62% of the fauna and outnumber the second most diverse group (bats) 4.7-to-one. The Altiplano has the highest degree of regional endemism of all

the units, with 70% of its species occurring nowhere else. The unit Yungas is also very singular (36% regional endemism), followed by Amazonia (18.5%), and Chaco (15%). Chiquitania and Savana have few endemism (2%). In almost all units, rodents contribute the most to the endemism, however other groups are also important (bats and primates in Amazonia, marsupials in Yungas and xenarthrans in Chaco).

In terms of size, 14% of the Bolivian mammalian fauna is between 39 and 61 mm (head and body length), and most species (37.2%) range between 62 and 123 mm. These two size classes are heavily influenced by bats and rodents. The rest of the mammalian fauna of Bolivia can be grouped into four other size classes: 19% between 12 and 24.4 cm, 14% between 24.5 and 50 cm, 9.6% between 50 cm and 1 m, and 6.4% above a meter. When the analysis is repeated separately for each ecological unit, we found most species ranging between 62 and 123 mm of head and body length, and that all size classes were present in every unit. However, Amazonia, Savana, Chiquitania and Chaco support, as a general rule, more species of all class sizes. Altiplano and Yungas maintain a fauna of smaller species.

An analysis of the trophic characteristics of Bolivian mammals, using genera as a unit of analysis, showed that 48.8% of the species are frugivorous, 23.8% are insectivorous, 12.5% are carnivores and 6.5% are herbivores. Other trophic guilds included nectarivorous (3%), myrmecophages (4.2%), and sanguivores (1%). The analysis of trophic groups by unit, showed that Altiplano has a proportionally larger representation of carnivores, herbivores and insectivorous with lower numbers of frugivorous and other trophic groups when compared to the other five units. There is a larger proportion of herbivores, because the Altiplano is more heavily influenced by rodents. Seemingly, more carnivores and insectivorous are present in the Altiplano, because the mammalian fauna here has diversified with more specialized secondary and tertiary consumers (they comprise together 54% of all its fauna).

The faunal similarities analysis showed, independent of whether bats are or are not included, a tight grouping of Amazonia, Chiquitania and Savana. The Chaco unit seems to be related to this cluster, and the distance depends on whether bats are or are not included in the analysis. Interestingly, if bats are included, the Chaco unit seems to join this cluster at a farther distance, suggesting that the bat fauna of the Chaco may have a different composition of species and/or may be partly of different origin from that of the other lowlands. In general terms, both the Yungas and the Altiplano units are quite different from the other in terms of the species composition.

Patterns of species richness and diversity per unit are not correlated with size of the unit, whether total number of species or only non-volant mammals are included (i.e. the number of species is not related to included area of the unit). However, the number of endemic species (regionally endemic) is a factor of size of the area. Interestingly, the areas of highest richness do not correspond to the areas with more endemics.

Conservation efforts for Bolivian mammals have generally focused on “charismatic” and/or conspicuous species. Even though Bolivian conservation legislation goes back to

1832 (for the protection of Chinchilla), these regulations have had little effect, since the government did not have the power, and probably lacked the will, to enforce them until recently. It is common, though, to see “lists” of species deemed to be of special concern published in the last five or six years. However, these lists frequently lack any reference to the methodologies that were used to list these species, and as such cannot be evaluated objectively. Methodologies are suggested here for objective determination of species at risk. A total of 31 species that can be regarded as important for conservation in Bolivia were identified in this way. Among them are 7 primates, 3 xenarthrans, 9 carnivores, 8 artiodactyls, 1 persiodactyls and 3 rodents. This analysis shows that Artiodactyla is the most threatened group in the country, because 8 especies represent 57% of the Bolivian species in this order.

Two primary factors affect the survival of these species: hunting and habitat destruction. Hunting can further be subdivided into hunting for food, for commercial interests, for traditional uses and sports. The impact of these types of hunting is mostly localized and may or may not be important, depending upon the species under siege, the population levels and the frequency of hunting. At present it is almost impossible to estimate the effect of these on the mammalian fauna as a whole. Habitat destruction, that can also be divided into deforestation for agriculture and contamination. Typically, deforestation is the most perceivable cause that affects the mammalian fauna of Bolivia, however the other two cannot be taken lightly.

With respect to mammals in protected areas, 80 species have been recorded in at least one conservation unit. However, this figure does not include the two largest groups of mammals, for which almost no information is available and not even one of the conservation units had (at the time of this publication) credible estimations of abundance of even the most conspicuous species. Because this lack of knowledge and because it is believed that most conservation units in Bolivia do not effectively protect the species that lie within its ranges, it is ventured to assume that any mammalian species is protected to perpetuity.

Where do we go from here? We identified four aspects that need to be enforced if Bolivian mammalogy is going to develop beyond its current status: the formation of a “critical mass” of broadly trained people, the implant of this critical mass in universities and collections of natural history (the establishment and development of a specimen-based database), the networking of this critical mass to others alike within South America and abroad, and the aggressive seeking for funds from non-traditional funding sources.

AGRADECIMIENTOS

Mucha gente ha estado involucrada en la obtención de los datos que hicieron posible este capítulo. Tratar de esbozar una lista, siquiera tentativa, sería injusto porque la memoria es ingrata y porque casi un centenar de personas han estado de alguna u otra manera involucrados en el proyecto. Sin embargo, queremos agrade-

cer principalmente al Dr. Sydney Anderson (Museo Americano de Historia Natural), por varias razones, entre ellas por proveer y compartir información que él recopiló a lo largo de varios años, por el apoyo que siempre hemos recibido de él y por leer con espíritu crítico una versión previa de este manuscrito. Queremos agradecer a nuestras instituciones bolivianas la Colección Boliviana de Fauna (Museo Nacional de Historia de Bolivia e Instituto de Ecología) y al Museo "N. Kempff" de Historia Natural, por haber prestado siempre todo el apoyo logístico posible y por estar dispuestos a colaborar ampliamente. Todos los permisos de colecta y exportación de especímenes fueron obtenidos gracias a las gestiones de estas instituciones. Gerardo Ceballos y Javier Simonetti leyeron una versión previa de este artículo y aportaron comentarios que ayudaron a mejorarlo. Beth Dennis (Universidad de Nuevo México) merece los créditos por la figura 5, y Douglas Kelt nos ayudó con la figura 6. Los fondos que hicieron posible trabajar en el proyecto "Inventario de los mamíferos de Bolivia" provinieron de diferentes instituciones. La Fundación Nacional para la Ciencia de los Estados Unidos financió gran parte del trabajo de campo a través de las becas BSR-8316740, BSR-8408923, BSR-8920617, BSR-9015454 y BSR-9024816. Adicionalmente, uno de nosotros (JSB) recibió financiamiento del "Latin American Institute", de la "Graduate Student Association" y de la "Biology Graduate Student Association" de la Universidad de Nuevo México.

LITERATURA CITADA

- Allen, G.M. 1942. Extinct and vanishing mammals of the Western Hemisphere. *Special Publication, American Committee for International Wild Life Protection*, 11:1-620.
- Anderson, S. 1983. *Estudio de los Mamíferos Bolivianos*. Estudios Especializados EE-51, Instituto Nacional de Fomento Lanero (INFOL). La Paz, Bolivia.
- Anderson, S. 1985. The theory of range-size (RS) distributions. *Bulletin of the American Museum Novitates*, 2833:1-20.
- Anderson, S. 1991. A brief history of Bolivian chiropterology and new records of bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206:138-144
- Anderson, S. 1993. *Los Mamíferos Bolivianos: Notas de Distribución y Claves de Identificación*. Colección Boliviana de Fauna (Instituto de Ecología), La Paz, Bolivia.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 231:1-652.
- Anónimo. 1983. *Tropical Forest Resources*. FAO, Washington, D.C.
- Anónimo. 1992. *Desbosque de la Amazonía Boliviana*. Centro de Uso Máximo de la Tierra (CUMAT). La Paz, Bolivia.

- Anónimo. 1994. *Proyecto Conservación de la Biodiversidad y Ecosistemas en Áreas Protegidas*. Fondo Nacional para el Medio Ambiente, Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente, La Paz, Bolivia.
- Baillie, J. y B. Groombridge. 1996. *1996 IUCN red list of threatened animals*. IUCN, Gland, Suiza.
- Beck, S. 1988. Las regiones ecológicas y las unidades fitogeográficas de Bolivia. Pp. 233-271, en: *Manual de Ecología* (C.B. Morales, ed.). Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia.
- Birks, H.B.J. 1987. Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography. *Annals Zoologici Fennici*, 24:165-178.
- Brockmann, C. 1978. *Memoria del mapa de cobertura y uso actual de la tierra*. ERTS-GEOBOL, La Paz, Bolivia.
- Brown, J.H. 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. *Great Basin Naturalist Memories*, 2:209-227.
- Cardozo G., A. 1980. *La conservación de la vicuña*. Instituto Nacional de Fomento Lanero (INFOL). La Paz, Bolivia.
- Cardozo G., A. 1988. *Áreas protegidas de Bolivia: características generales y situación legal*. PRODENA-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp: 167-198, en: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity and Conservation*. (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. Pp. 87-108, en: *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (R.A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, Publicaciones Especiales, Vol. 1. México, D.F.
- Centro de Datos para la Conservación (eds.). 1988. *Diagnóstico de la Diversidad Biológica de Bolivia*. Centro de Datos para la conservación, Herbario Nacional de Bolivia, Museo Nacional de Historia Natural, Centro Interdisciplinario de estudios comunitarios y Conservación Internacional. Informe para E.U.A.ID-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Duellman, W.E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. Pp. 371-460, en: *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal* (W.E. Duellman, ed.). Museum of Natural History, Monograph No. 7. University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Ellenberg, H. 1981. *Desarrollar sin destruir*. Instituto de Ecología, La Paz.
- Emmons, L.H. 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica*, 16:210-222.
- Emmons, L.H. y F. Feer. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Ergueta, P. y C. de Morales. 1996. *Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia*. Centro de Datos Para la Conservación, La Paz, Bolivia.

- Ergueta, P. y J. Salazar. 1991. *Memoria explicativa del mapa de fauna silvestre de Bolivia*. Instituto Geográfico Militar y Centro de Datos para la Conservación, La Paz, Bolivia.
- Ergueta, P. y J. Sarmiento. 1992. Fauna silvestre de Bolivia: diversidad y conservación. Pp. 113-164, en: *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia* (M. Marconi, ed.). Centro de Datos para la Conservación y E.U.A. ID-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Flores, E. y P. Ergueta. 1988. La fauna de vertebrados de Bolivia. Pp. 61-88, en: *Diagnóstico de la Diversidad Biológica de Bolivia*. Centro de Datos para la Conservación. La Paz, Bolivia.
- Glade, A. A. (ed.). 1988. *Red list of Chilean vertebrates*. CONAF, Santiago, Chile.
- Goitia, L. 1988. Recursos forestales. En: *Diagnóstico de la Diversidad Biológica de Bolivia*. Centro de Datos para la Conservación. Centro de Datos para la conservación, Herbario Nacional de Bolivia, Museo Nacional de Historia Natural, Centro Interdisciplinario de Estudios Comunitarios y Conservation Internacional. Informe para E.U.A. ID-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Henkel, R. 1982. The move to the Orient: colonization and environmental impact. en: *Modern Day Bolivia* (J.R. Ladman, ed.). Center for Latin American Studies, Arizona State University, Tempe, Arizona.
- Hershkovitz, P. 1987. A history of the recent mammalogy of the Neotropical Region from 1492 to 1850. Pp. 11-98, en: *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (B.D. Patterson y R.M. Timm, eds.). Fieldiana Zoology, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois.
- Hershkovitz, P. 1990. Titis, new world monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary taxonomic review. *Fieldiana Zoology, New Series*, 55:1-109.
- Hill, W.C.O. 1962. *Primates, comparative anatomy and taxonomy. V. Cebidae, Part B*. Edinburgh University Press, Edinburgo.
- Hueck, K. 1978. *Los Bosques de Sudamérica*. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ), Eschborn, Alemania.
- Ibañez, C., J. Cabot y S. Anderson. 1994. New records of Bolivian mammals in the collection of the Estación Biológica de Doñana. Doñana, *Acta Vertebrata*, 21:79-83.
- INE (Instituto Nacional de Estadística). 1988. *Encuesta nacional de población y vivienda*. La Paz, Bolivia.
- Jorgenson, J. y A. Jorgenson. 1991. Imports of CITES-regulated mammals into the United States from Latin America: 1982-1984. Pp. 322-335, en: *Latin American Mammalogy: history, biodiversity and conservation* (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.
- Jungius, H. 1974. Beobachtungen a weisswedelhirsch un an anderencerviden in Bolivien. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 39:373-383.
- Kempff, M., N. 1982. Evaluación del estado actual de la fauna amazónica de Bolivia. Pp. 227-244, en: *Ecología y recursos naturales en Bolivia* (E. Geyger y C. Arze, eds.). Centro Cultural Portales, Cochabamba, Bolivia.

- Langguth, A. 1975. Ecology and evolution in the South American canids. Pp. 192-206, en: *The Wild Canids* (M. Fox, ed.). Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- Lobao-Tello, J. 1986. *La situación de los gatos salvajes (Felidae) en Bolivia*. Informe inédito, CI-TES, Washington D.C.
- Lönberg, E. 1942. Notes on Xenarthra from Brazil and Bolivia. *Arkiv für Zoologia Stockholm*, 34A, 9:1-58
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Marconi, M y L. Villalba. 1992. *Directorio de las áreas protegidas de Bolivia*. CDC, La Paz, Bolivia.
- Marconi, M. 1989. *Base legal del sistema de áreas protegidas*. Presentado en el segundo taller de la red boliviana de parques nacionales, otras áreas protegidas, flora y fauna silvestres. CDC/IT/019/89. La Paz, Bolivia.
- Marconi, M. 1992. El sistema nacional de áreas protegidas y las áreas bajo manejo especial. Pp. 321-370, en: *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia* (M. Marconi, ed.). Centro de Datos para la Conservación y E.U.A. ID-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Mayer, J.J. y P.N. Brandt. 1982. Identity, distribution and natural history of the peccaries, Tayassuidae. Pp. 433-456, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburg, Pennsylvania.
- McCoy, E.D. y E.F. Connor. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution*, 34:193-203.
- Mercado, I. y J. Miralles. 1991. Mamíferos. Pp. 293-343, en: *Historia natural de un valle en los Andes: La Paz* (E. Forno y M. Baudoin, eds.). Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Millsap, B.A., J.A. Gore, D.E. Runde y S.I. Cerulean. 1990. Setting priorities for the conservation of fish and wildlife species in Florida. *Wildlife Monographs*, 111:1-57.
- Moraes, M. y S. Beck. 1992. Diversidad florística de Bolivia. Pp. 73-112, en: *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia* (M. Marconi, ed.). Centro de Datos para la Conservación y E.U.A. ID-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Morales, C.B. 1990. *Bolivia: medio ambiente y ecología aplicada*. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Myers, P. 1989. A preliminary revision of the varius group of *Akodon* (*A. dayi*, *dolores*, *molinae*, *neocenus*, *simulator*, *toba* and *varius*). Pp. 5-54, en: *Advances in Neotropical Mammalogy* (K.H. Redford y J.F. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Nagashiro, N. 1992. Los recursos forestales y sus características de uso. Pp. 265-292, en: *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia* (M. Marconi, ed.). Centro de Datos para la Conservación y E.U.A. ID-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Pacheco, L.F. 1992. El valor de nuestra fauna silvestre. *Ecología en Bolivia, Documentos*, 2:1-14.
- Pacheco, L.F. y J. Salazar. 1996. Bases para la conservación de felidos en Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 26:71-91.

- Patterson, B.D. 1992. Mammals in the Royal Natural History Museum, Stockholm, collected in Brazil and Bolivia by A.M. Ollalla during 1934-1938. *Fieldiana Zoology, New Series*, 66:1-42.
- Patterson, B.D. y C. Feigl. 1987. Faunal representation in museum collections of mammals: Osgood's mammals of Chile. Pp. 485-496, en: *Studies in neotropical mammalogy: Essays in Honor of Philip Hershkovitz* (B.D. Patterson y R. Timm, eds.). *Fieldiana, Zoology, New Series*, 39: 1-506.
- Pook, A.G. y G. Pook. 1981. A field study of the socio-ecology of the Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in northern Bolivia. *Folia Primatologica*, 35:288-312.
- Potess, L.F. (ed.). 1991. *Países Neotropicales con "Megadiversidad"*. Conservation International, Washington, D.C.
- Redford, K.H. y G.A.B. da Fonseca. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica*, 18:126-135.
- Reed, S. 1992. Where the Wild things are. *People*, (January 20):28-33.
- Remsen, J.V., Jr. y M.A. Traylor Jr. 1989. *An annotated list of the birds of Bolivia*. Buteo Books, Vermillion, South Dakota.
- Ribera, M.O. 1992. Regiones ecológicas. Pp. 9-72, en: *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia* (M. Marconi, ed.). Centro de Datos para la Conservación y E.U.A. ID-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Robinson, J.G. y K.H. Redford. 1986. Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals. *American Naturalist*, 128:665-680.
- Robinson, J.G. y K.H. Redford. 1989. Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals: predictors of local extinction? Pp. 567-594, en: *Advances in Neotropical Mammalogy* (K.H. Redford y J. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Rocha, M.A. y N. Roche. 1986. Mapa de precipitaciones anuales. En: *Perfil Ambiental de Bolivia* (C. Brockman, ed) E.U.A. ID-Bol y IIDMA, La Paz, Bolivia.
- Rohlf, F.J. 1989. *NTSYS-pc, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Exeter Publisher Ltd, Nueva York.
- Salazar, B.J. y S. Anderson. 1990. Informe sobre el estado actual del conocimiento del oso andino en Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 15:3-23.
- Salazar, B.J., K.H. Redford y A.M. Stearman. 1991. El perezoso de dos dedos de Hoffmann (*Choloepus hoffmanni*) en Bolivia. *Museo Nacional de Historia Natural de Bolivia, Comunicaciones*, 9:18-21.
- Sarmiento, J. 1992. Ecosistemas acuáticos y recursos hidrológicos. Pp. 293-320, en: *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia* (M. Marconi, ed.). Centro de Datos para la Conservación y E.U.A. ID-Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Simpson, B.B. 1986. Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes. Pp. 304-316, en: *High Altitude Tropical Biogeography* (F. Vuilleumier y M. Monasterio, eds.). Oxford University Press y American Museum of Natural History, Nueva York.

- Sisk, T.D., A.E. Launer, K.R. Switky y P.R. Ehrlich. 1994. Identifying extinction threats. *BioScience*, 44:592-604
- Soini, P., R. Aquino, F. Encarnación, L. Moya y J. Tapia. 1989. Situación de los primates en la amazonía peruana. Pp. 13-22, en: *La Primatología en Latinoamérica: anales del simposio de primatología*. IX Congreso Latinoamericano de Zoología (C. Saavedra, R. Mittermeier e I. Bastos Santos, eds.). WWF, Minas Gerais, Brasil.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Second edition. W.H. Freeman and Co., San Francisco, California.
- Sowls, L.K. 1984. *The Peccaries*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Sparrowe, R.D. y H. Wight 1975. Setting priorities for the Endangered Species Program. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, 40:142-156.
- Stolz, R. 1978. *Diagnóstico del sector forestal. Misión forestal alemana en Bolivia*. Segunda edición. Ministerio de Asuntos Campesinos y Agropecuarios, Centro de Desarrollo Forestal. 2 vols. La Paz, Bolivia.
- Thornback, J. y M. Jenkins. 1982. *The IUCN Mammal Red Data Book*, Part I. Unwin Bros Ltd. The Gresham Press, Old Woking, Surrey.
- Wetzel, R.M. 1977a. The Chacoan peccary, *Catagonus wagneri* (Rusconi). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 3:1-36.
- Wetzel, R.M. 1982. Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American edentates. Pp. 345-375, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Segunda edición. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- WRI. 1992. *World Resources 1992-1993*. Oxford University Press, Oxford.
- Yoneda, M. 1984. Composición por especies y ciclo reproductor de los roedores de la parte norte de los Andes bolivianos. *Ecología en Bolivia*, 5:53-62.

MAMÍFEROS DE BRASIL

CLEBER J. R. ALHO, MARCELO L. REIS Y PATRÍCIA SEIXAS

*Universidade de Brasília, Depto de Ecologia,
Laboratório de Zoologia y Ecología Animal.
Brasília, DF. 70910-900, Brasil.*

INTRODUCCIÓN

Brasil es el país con mayor extensión territorial de América del Sur, 8,511,965 km², que corresponde al 48% del continente sudamericano. Tiene cerca de 30% de las selvas tropicales del mundo y es el quinto en territorio, mayor que los Estados Unidos continental y que toda Europa. Ese extenso territorio está cubierto por diferentes complejos de formaciones vegetales o biomas, siendo los principales: la selva Amazónica (3,600,000 km²), el “Cerrado” (1,500,000 km²), la “Caatinga” (650,000 km²), la “Selva Atlántica” (originalmente con 700,000 km², ahora con solamente 5-8% del área) y las praderas de campo limpio “graminoso” o Pampa (190,000 km²; Fig.1).

En cada uno de estos biomas o tipo de vegetación principal cubría, originalmente, 75-90% de esta área, siendo el resto ocupado por cuerpos de agua u otros tipos de vegetación terrestre o pantanosa, variando de acuerdo con el substrato (Eiten, 1990).

Selva Amazónica

Es el mayor bioma brasileño extendiéndose por toda la región norte del país, hasta parte de los estados de Mato Grosso y Maranhão. El clima es tropical cálido y húmedo, siendo las variaciones de temperatura mayores durante el día que durante las estaciones. La distribución de las lluvias es variada y existen dos estaciones durante el año, una seca y otra lluviosa (Junk y Furch, 1985). La humedad relativa es siempre elevada, variando de 88% época de lluvias a 77% en la estación seca (Falesi *et al.*, 1971) y las precipitaciones son también relativamente elevadas con medias entre 3,500 mm/año en el noroeste de la provincia y 1,500 mm/año en el noroeste de Roraima (Eiten, 1990).

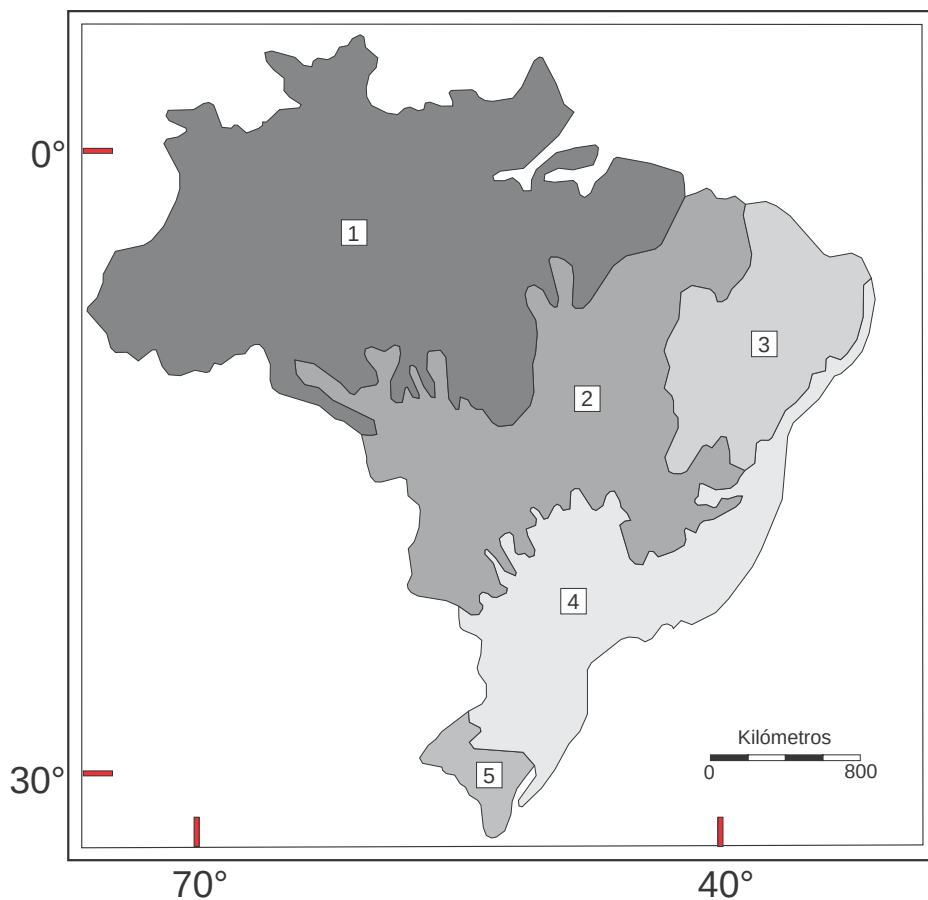


Figura 1. Distribución original de los cinco principales biomas brasileños. Selva Amazónica (1); Cerrado (2); Caatinga (3); Selva Atlántica (4); Pampa (5).

Dentro del bioma amazónico, con base principalmente en el relieve se reconocen bosques de tierra firme y formaciones inundadas de várzea e igapó (Pires y Prance, 1985). Existen también formaciones abiertas como sabanas, campos, campinas, restingas y buritizais, entre otros.

Cerrado

Cubre cerca de 20% del territorio, siendo el segundo mayor bioma de Brasil en extensión. Se define como un tipo de vegetación xeromórfica que posee una flora adaptada a condiciones xéricas y con un alto grado de endemismo (Eiten, 1974). Es un bioma exclusivamente brasileño, excepto por pequeñas porciones en el noroeste de Bolivia y Paraguay, y representa la principal formación vegetal de la parte central del país. El clima es tropical con estaciones bien definidas, una seca y fría, de mayo a septiembre, y otra lluviosa y cálida, de octubre a abril. La precipitación media anual varía de 1,100 a 1,600 mm; durante la estación seca la precipitación media mensual es de apenas 10 a 30 mm, pudiendo llegar a cero en algunos meses (CODEPLAN, 1976).

En el Cerrado se presenta un gradiente de formas fisionómicas que varían de acuerdo con la cubierta de árboles de cada formación (Eiten, 1990). Estas fisionomías incluyen formaciones cerradas como “cerradão”, sabana arbolada y formaciones más abiertas denominadas localmente como campo sucio y campo limpio y sabanas gramíneo-leñosas (Alho *et al.*, 2000; Eiten, 1972, 1974; PCBAP, 1997). Existe también la vegetación de galería a lo largo de riachuelos y ríos, generalmente franqueados por vegetación baja sobre suelos encharcados, y por la presencia de buritis (*Mauritia* sp.).

Pantanal

El Pantanal es una inmensa depresión inundada dentro de la región del Cerrado, situado en los estados de Mato Grosso y Mato Grosso do Sul, en la frontera con Bolivia y Paraguay. Cubre un área de aproximadamente 140,000 km² en la cuenca del Alto Paraguay. La región se caracteriza por las crecidas anuales de agua, resultado de la concentración de lluvias en los meses de diciembre a marzo.

Las formaciones florísticas son muy diversas, variando entre sabanas, manchones de selva, cordilleras, tierras planas inundadas según las estaciones, campos y los lagos permanentes o temporales, también denominados bahías (Alho *et al.*, 1988). El Pantanal está florísticamente relacionado con el Cerrado, aunque también tienen influencia amazónica en el norte y del Chaco en el sureste (Prance y Schaller, 1982; PCBAP, 1997).

Caatinga

Es una extensa región semi-árida representada en casi todos los estados del noroeste del Brasil. El régimen pluviométrico es impredecible y se caracteriza por

una extrema variabilidad temporal espacial (Markham, 1972; Markham y MacLain, 1977). Aún durante los años de lluvia, las precipitaciones pueden variar de una localidad a otra, entre cero y 1,600 mm (Markham, 1972). La Caatinga es como una gran isla xérica, única en el bioma tropical, rodeada por biomas relativamente planos (Mares *et al.*, 1981).

Por lo general, la Caatinga está caracterizada por especies adaptadas a ambientes áridos, sin que por ello las comunidades estén dominadas por cactáceas. Como en el bioma del Cerrado, en la Caatinga se encuentran diferentes tipos de fisionomías en una área relativamente pequeña, creando una distribución en mosaico. Estas fisionomías pueden clasificarse como “agreste”, “sertão” o “tabuleiro”, dependiendo de la densidad de su vegetación, de la composición específica y de la cantidad de cactus que se encuentran en el área (Alho, 1982). También pueden clasificarse como caatinga baja, caatinga alta, serrotes y lajeiros, dependiendo de los aspectos de la vegetación y de la geología local (Willig, 1983).

Selva Atlántica

Es la selva siempreverde que se extiende como formación costera brasileña (Alonso, 1977; Hueck, 1972). Posee una gran variedad de formaciones vegetales que varían de acuerdo con la altitud, precipitación y otros factores ambientales. Dentro de este complejo de vegetación, la altura de los árboles y la composición florística varían enormemente. Se extiende por la porción oeste de las formaciones montañosas de la costa, y presenta especies caducifolias que pierden las hojas durante los casi seis meses de la estación seca (Fonseca y Kierulff, 1988).

La Selva Atlántica es conocida como el bioma que posee la mayor variedad de especies de árboles en el mundo, superando en casi el doble a la Selva Amazónica (Brooke, 1993; Thomaz y Monteiro, 1997). Dentro de este bioma, existen bosques de coníferas formados principalmente por *Araucaria angustifolia* en los estados de Río Grande do Sul, Paraná y São Paulo.

Pampa

La pampa, localmente conocida como pradera de campo limpio graminoso, predomina en la parte meridional del país, apareciendo como una extensión de las pampas de Argentina y Uruguay. Su existencia está ligada a la topografía suave y, probablemente, a la existencia en el pasado de un clima más seco (Alonso, 1977). Esta cubierta por plantas herbáceas que puede estar entremezclada con arbustos aislados o por matorra-

les. Entre los componentes de la flora destacan las gramíneas y ciperáceas, que forman una alfombra de hierbas. En ambientes más méxicos, se encuentran pequeñas selvas aisladas y vegetación riparia a lo largo de riachuelos y ríos.

Es el menor de los biomas brasileños y el único de clima templado del país. La media de precipitación anual varía de 1,250 y 2,000 mm con lluvias bien distribuidas a lo largo de todo el año. En toda la región son frecuentes, durante el verano, las temperaturas cercanas a los 40°C. En los meses de invierno, la temperatura media se mantiene relativamente baja, con heladas frecuentes.

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOLÓGICO

La mastozoología brasileña, al igual que la neotropical, empezó con los informes de los viajes de los pioneros durante el siglo XVI (Heshkovitz, 1990a). Durante ese siglo, la colonización de la costa brasileña ofrecía oportunidades para los naturalistas europeos como, por ejemplo, el francés André Thevet en 1555, para describir e inventariar los mamíferos encontrados.

La primera expedición científica en Brasil se llevó a cabo a principios del siglo XVII (1638) con George Marcgraf (Marcgraf, 1648), cuyas exploraciones se limitaron al noroeste del país. Sus ilustraciones y descripciones fueron la base de la sistemática y nomenclatura científica de las especies brasileñas descritas por Carlos Linnaeus en 1758.

En el siglo XVIII con la expedición “Viaje Filosófica” conducida por el primer naturalista brasileño, Alexandre Rodrigues Ferreira, empezaron las colecciones científicas de mamíferos. Todo el material colectado fue estudiado por Étienne Geoffroy St. Hilaire, en 1812.

A principios del siglo XIX, el crecimiento de la ciencia sudamericana pasó de las agitadas colonias españolas a la relativamente estable colonia portuguesa, lo que dio inicio a la mastozoología brasileña moderna (Hershkovitz, 1987). Son clásicos los relatos y colecciones de los viajes de naturalistas como el príncipe Maximilian zu Wied-Neuwied (1820, 1820-1821, 1821, 1822-1831, 1826), Johann Baptist Ritter von Spix, junto con el botánico Carl Friedrich von Martius (1823-1831, 1824), y Johann Natterer, cuya colección está depositada en el Museo de Viena, donde las descripciones de nuevas especies fueron hechas por Pelzeln (1883) y Wagner (1840-1855; 1842; 1843). Charles Darwin (1839) pasó por Brasil en 1831, visitando Salvador (Bahia) y Río de Janeiro. Otros colectores e investigadores como G. Schneider, F. Sellow, L. Agassiz, R. Avé-Lallemant, R. Garcia, W. Leche, I. V. Olfers y A. Saint Hilaire, también hicieron importantes contribuciones.

La región central de Brasil fue recorrida por varias expediciones en las que se colectaron mamíferos. Sin embargo, la importancia de los trabajos de Lund (1841) y descripciones de Winge (1888) radica en la exhaustiva colecta realizada durante casi 40 años en la región de Lagoa Santa (MG), que resultó en un estudio casi completo de la región (Ávila-Pires, 1960).

En la segunda mitad del siglo XIX algunos naturalistas empezaron a explorar con mayor intensidad la región meridional brasileña (Ávila-Pires, 1987). Dos expediciones contribuyeron considerablemente para el conocimiento del sur del Brasil: la de Reinhold Hensel, de Berlin (Hensel, 1867, 1873) y la de Herbert H. Smith, de Filadelfia (Smith, 1883; 1884), además de las investigaciones hechas por Hermann Friedrich Albrecht von Ihering (1894, 1902, 1904, 1911).

Hasta la primera mitad del siglo XX, la mayoría de los investigadores eran extranjeros y casi todo el material zoológico colectado en Brasil era enviado a museos europeos. A partir de entonces, el número de investigadores brasileños aumentó, aunque la mayoría de los trabajos aún consistía en listas e inventarios de la fauna de las regiones más pobladas. Algunos investigadores notables de esa época fueron J. A. Allen, A. Cabrera, C. T. Carvalho, J. C. M. Carvalho, D. E. Davis, D. G. Elliot, E. A. Goeldi, P. Le Cointe, C. Mello-Leitão, A. Miranda-Ribeiro, E. Santos, H. Sick, H. Smith, G. H. H. Tate, O. Thomas y C. Viera.

En las últimas dos décadas, Brasil recibió algunos investigadores extranjeros que llevaron a cabo sus tesis de doctorado, tanto con enfoques sistemáticos como ecológicos (Mares *et al.*, 1989; Mares y Ernest, 1995). Del mismo modo, los programas brasileños de posgrado evolucionaron y muchas tesis de brasileños en estos programas fueron realizadas en zoología y ecología (Gastal, 1997).

Algunos de los investigadores contemporáneos de la mastozoología brasileña son C. J. R. Alho, F. D. Ávila-Pires, I. R. Bishop, R. Cerqueira, C. E. A. Coimbra-Filho, E. D. Cope, P. G. Crawshaw-Jr, J. M. Dietz, J. F. Eisenberg, L. H. Emmons, K. A. Ernest, G. A. B. Fonseca, P. Hershkovitz, Y. Karimi, T. E. Lacher, Jr., A. Langguth, M. A. Mares, J. S. Marinho-Filho, J. Moojen, R. H. Pine, A. B. Rylands, I. Sazima, G. B. Schaller, J. R. Stallings, H. E. Streilein, K. B. Strier, V. A. Taddei, V. H. Travi, C. M. Valle, M. de Vivo, R. M. Weltzel y M. R. Willig. Los estudios paleontológicos están representados por revisiones (Cerqueira, 1982) e investigaciones de campo para describir y hacer inventarios de mamíferos fósiles encontrados.

A pesar de la gran riqueza y diversidad de especies, Brasil todavía carece de investigación básica para un mejor conocimiento de su mastofauna. La mayor parte de la investigación actual está siendo realizada en función de tesis de maestría y doctorado, lo que resulta insuficiente para las necesidades actuales de conocimien-

to de su fauna. El número de instituciones dedicadas a la investigación ha aumentado, así como los cursos de posgrado en las áreas de ecología, zoología y sistemática. Sin embargo, no existen en el país museos o instituciones que desarrollen programas de inventarios, colectas y estudios de biogeografía de las especies, ya que gran parte de las colecciones científicas de referencia están depositadas en instituciones fuera del país.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

La biodiversidad se define aquí como la variedad total de vida, incluyendo la diversidad de especies, la diversidad genética y la diversidad de ecosistemas. Brasil está considerado como el país más rico en diversidad de primates, con más de 48 especies (21.8%) de las 220 conocidas (Groombridge, 1992). En el territorio brasileño, 28% de las 564 especies de mamíferos son endémicas. Hay más vertebrados terrestres que en cualquier otro país del mundo, con casi 31% de todas las especies de vertebrados de la región neotropical.

A pesar de los grandes problemas taxonómicos, principalmente en los pequeños mamíferos y al hecho de que las colectas son escasas y puntuales, para llevar a cabo este análisis se realizó una revisión de la literatura disponible. Los principales trabajos consultados fueron Cabrera (1957, 1961), Alho (1982), Alho y Lacher, (1991), Best (1984), Cerqueira (1982), Davis (1976), Dietz (1983), Emmons y Feer (1990), Fernández *et al.* (1988), Gardner y Creighton (1989), Geise y Borobia (1987), Gribel y Taddei (1989), Handley (1967), Handley y Pine (1992), Hershkovitz (1987,1992), Koopman (1982), Mares y Ojeda (1982), Mares *et al.* (1981), Mares *et al.* (1986), Mares *et al.* (1989), Marinho-Filho y Reis (1989), Nowak y Paradiso (1983), Nunes *et al.* (1988), Olmos (1991), Palazzo Júnior y Both (1988), Patton (1990), Pine (1976, 1977, 1979), Pine y Handley Jr. (1984), Redford y Fonseca (1986), Reis (1984), Reis y Peracchi (1987), Santos *et al.* (1987), Sazima y Taddei (1976), Silva (1984), Stallings (1989), Streilein (1982*a*, 1982*b*), Taddei *et al.* (1978, 1983), Taddei *et al.* (1988), Terborgh (1985), Trajano (1982), Vivo y Gomes (1989), Wetzal (1980, 1982), Wetzal y Ávila-Pires (1980), Willig (1983, 1985) y Wilson y Reeder (1993).

Para Brasil se reconocen 564 especies de mamíferos silvestres, representadas en 12 órdenes, 47 familias y 212 géneros (apéndice). De estas especies, 513 son terrestres e incluyen a mamíferos voladores y semiacuáticos. Además existen también algunas especies exóticas distribuidas en el país y viviendo en ambientes naturales, tales como *Sus scrofa*, *Lepus europaeus*, *Cavia porcellus*, *Mus musculus*, *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus*, *Bos taurus*, *Equus caballus*, *Syncerus caffer*, *Canis familiaris* y *Felis catus*.

Cuadro 1. Número de representantes de los diferentes taxa y porcentajes del total de especies para cada orden de mamíferos brasileños. El número después de la diagonal indica los endémicos.

Órdenes	Familias	Géneros	Especies	TOTAL (%)
Didelphimorphia	4	14/0	39/15	6.9
Xenarthra	4	10/0	19/2	3.4
Chiroptera	9	56/0	146/7	25.9
Primates	3	16/2	48/22	8.5
Carnivora	4	21/0	27/1	4.8
Perissodactyla	1	1/0	1/0	0.2
Artiodactyla	2	6/0	8/0	1.4
Rodentia	10	53/13	224/111	39.7
Lagomorpha	1	1/0	1/0	0.2
Terrestres	38	178/15	513/158	91.0
Cetacea	6	28/0	43/0	7.6
Pinnipedia	2	5/0	6/0	1.1
Sirenia	1	1/0	2/0	0.3
Acuáticos	9	34/0	51/0	9.0
TOTAL (12)	47	212/15	564/158	100.0

El orden con mayor número de especies es Rodentia (224, 39.7%), seguido por Chiroptera y Primates (cuadro 1). Entre los órdenes menos representados están Lagomorpha y Perissodactyla, con una especie cada uno (0.2% del total). Los tres órdenes de mamíferos acuáticos también están presentes en Brasil; Cetacea está representado por 43 especies, Pinnipedia por 6 especies y Sirenia por 2 especies (cuadro 1). Sin embargo, debido a la inestabilidad taxonómica, es difícil establecer el número exacto de especies de primates brasileños. Por ejemplo, mientras que en este trabajo hemos catalogado 48 especies de 16 géneros, otras fuentes llegan a citar hasta 68 especies pertenecientes a los mismos 16 géneros (IUCN/SSC, 1993). Lo mismo sucede con otros órdenes, principalmente los que incluyen pequeños mamíferos (roedores, marsupiales y quirópteros). De este modo,

es posible que el número de especies de mamíferos brasileños aumente considerablemente cuando los inventarios de campo sean realizados con rigor metodológico, y cuando se realicen nuevas revisiones taxonómicas.

La falta de estudios de campo se manifiesta con el descubrimiento de nuevas especies para la ciencia. Por ejemplo, recientemente fueron descritas dos nuevas especies de roedores (*Akodon lindbergi* y *Microakodontomys transitorius*) para el Cerrado de Brasilia (Hershkovitz, 1990). Del mismo modo, una nueva especie de primate *Leontopithecus caissara*, fue descubierta en una isla en el litoral Atlántico, entre Paraná y São Paulo (Lorini y Person, 1990). Entre 1992 y el presente se han descubierto más de diez especies nuevas de primates amazónicos como *Callitrix nigriceps* (Ferrari y Lopes, 1992) y *C. mauesi* (Mittermeier *et al.*, 1992).

Endemismos

Brasil posee aproximadamente 158 especies endémicas, lo que representa 28% del total de las especies del país. Todas estas especies son terrestres. El endemismo es elevado a nivel de especie, bajo a nivel de género y no existen en jerarquías taxonómicas más altas (cuadro 1).

El mayor número de especies se registra en los órdenes con especies no voladoras de menor talla, como Rodentia, Primates y Didelphimorphia (Fig. 2a y 2b). El 49.8% de los roedores, 40.7% de los primates y 38.5% de los marsupiales son endémicos. De las categorías tróficas, los herbívoros presentan el mayor número de especies endémicas y en los carnívoros y sanguinívoros no se ha registrado ningún endemismo (Fig. 2c).

La Selva Atlántica es el bioma con mayor número de especies endémicas brasileñas, seguida de la Selva Amazónica y del Cerrado. En la Caatinga, por ser un bioma esencialmente brasileño, todas las especies endémicas (*Kerodon rupestris*, *Thylamys agricolai* y *Callitrix jacchus*) son también exclusivas del país (cuadro 2).

Tamaño corporal

En el Cuaternario, la mastofauna del Cerrado estaba formada por especies de mayor tamaño corporal (Cerqueira, 1982) como perezosos gigantes, mastodontes, caballos y sus predadores, que incluían a tigres dientes de sable y otros carnívoros de gran tamaño. La mastofauna actual es principalmente de talla pequeña, con especies terrestres, arborícolas, cavadoras, semi-cavadoras y semi-arborícolas. Tal es el caso de los roedores y marsupiales, representados principalmente por anima-

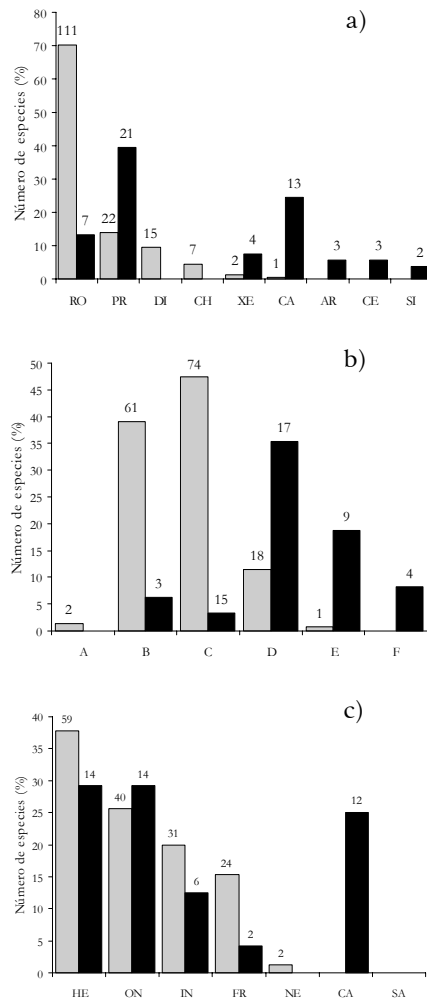


Figura 2. Clasificación de los mamíferos brasileños terrestres endémicos (barras oscuras) y amenazados de extinción (barras claras), de acuerdo al orden al que pertenecen (a), a la masa corporal (b) y a la dieta (c). RO = Rodentia; PR = Primates; DI = Didelphimorphia; CH = Chiroptera; XE = Xenarthra; CA = Carnivora; AR = Artiodactyla; CE = Cetacea; SI = Sirenia. A = 1-10 g; B = 11-100 g; C = 101-1,000 g; D = 1-10 kg; E = 10.1-100 kg; F > 100 kg. HE = herbívoros; ON = omnívoros; IN = insectívoros; FR = frugívoros; NE = nectarívoros; CA = carnívoros; SA = sanguívoros. Los números encima de la barra representan el número de especies.

Cuadro 2. Comparación de la diversidad y endemidad de especies en los principales biomas de Brasil. NEB = Número de especies por bioma; NED = Número de especies endémicas del bioma; NBR = Número de especies endémicas de Brasil y del bioma (NBR). Frecuencias relativas a las especies endémicas en relación al total (T) y en relación al bioma (B). CE = Cerrado; CA = Caatinga; AM = Selva Amazónica; MA = Mata Atlántica; PA = Pampa.

Bioma	NEB	NED	NBR	NBR/NED(%)	T (%)	B(%)
CE	218	37	15	39.9	6.6	17.0
CA	124	3	3	100.0	0.5	2.4
AM	328	170	45	26.1	30.1	51.8
MA	231	71	61	85.9	12.6	30.7
PA	129	23	2	8.3	4.1	17.8

les con masa corporal de 11 g - 1 kg (Fig. 3). Entre los mamíferos de menor talla están los murciélagos, con una masa corporal de alrededor de cuatro gramos y los de mayor masa son acuáticos como la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), que pesa alrededor de 160 toneladas. La mayor especie terrestre es *Tapirus terrestris*, que pesa alrededor de 300 kg.

Para llevar a cabo los análisis de tamaño corporal, los mamíferos brasileños fueron divididos en seis categorías de masa corporal: A de 1-10 g; B de 11-100 g; C de 101-1,000 g; D de 1,001-10,000 g; E de 10,001-100,000 g; y F > 100,000 g.

La mayoría de las especies endémicas son pequeñas y están incluídas en las categorías B con 61 especies y C con 74 especies. Con relación a las especies amenazadas, la mayoría están representadas por animales de mayor masa, dentro de las categorías C, D y E (15, 17 y 9 especies, respectivamente; Fig. 2b).

Categorías tróficas

De acuerdo con las preferencias de alimentación, los mamíferos brasileños fueron divididos en siete categorías tróficas: insectívoros (que se alimentan de invertebrados), carnívoros (vertebrados), herbívoros (vegetales, excepto frutas), frugívoros (frutas), nectarívoros (néctar), sanguinívoros o hematófagos (sangre) y omnívoros (generalistas). La mayoría de los mamíferos terrestres son insectívoros (27.6%),

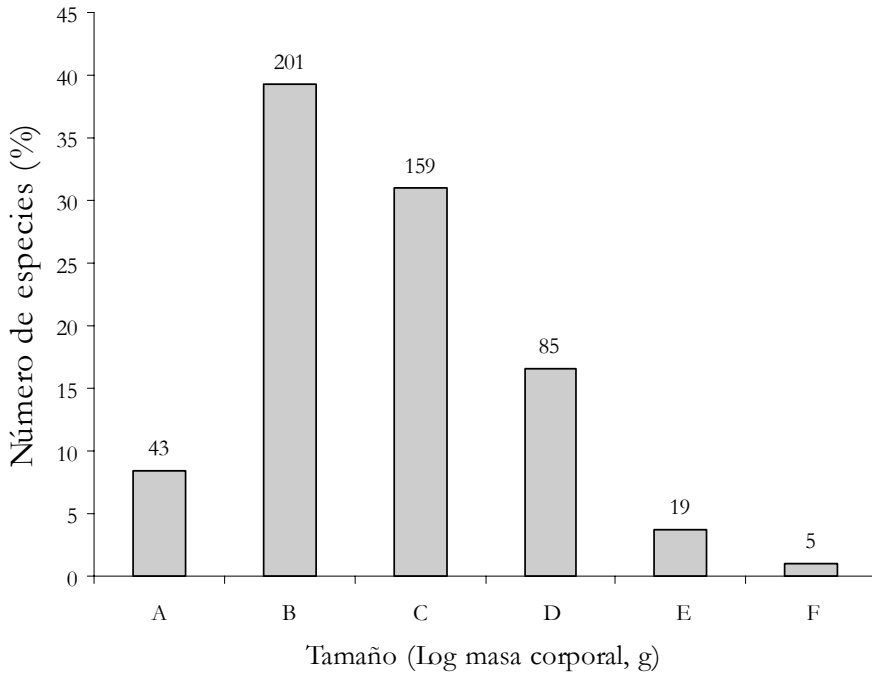


Figura 3. Distribución de frecuencia de la masa corporal (g) de los mamíferos terrestres brasileños. Los números encima de la barra representan el número de especies. A = 1-10 g; B = 11 - 100 g; C = 101 - 1,000 g; D = 1,001 - 10,000 g; E = 10,001 - 100,000 g; F = > 100,000 g.

herbívoros (26.0%), omnívoros (19.9%) y frugívoros (16.6%). Las únicas tres especies sanguívoras pertenecen al orden Chiroptera (Fig. 4). Las especies amenazadas están bien distribuidas en las categorías herbívoras, omnívoras y carnívoras (Fig. 4).

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

En esta sección se verificó la existencia de cada una de las especies de mamíferos en los cinco principales biomas brasileños. El bioma que presenta mayor riqueza de especies es la Selva Amazónica, con 328 especies, seguida de la Selva Atlántica con 231 y el Cerrado con 218 (cuadro 3).

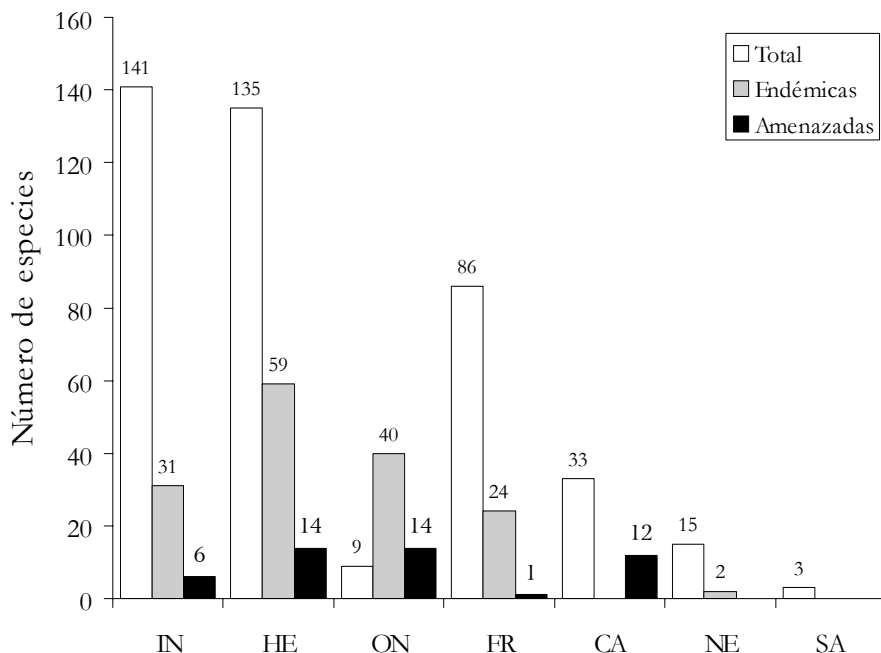


Figura 4. Distribución de frecuencia de los mamíferos brasileños terrestres de acuerdo con la dieta. Las categorías tróficas son las siguientes: IN = insectívoros; HE = herbívoros; OM = omnívoros; FR = frugívoros; CA = carnívoros; NE = nectarívoros; SA = sanguívoros. Los números encima de la barra indican el número de especies.

Utilizando el índice de Jaccard (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) que mide el grado de similitud entre las composiciones de especies (coeficiente de comunidad), se encontró que, por su localización central, el Cerrado es el bioma que presenta mayor similitud con los demás. Es el único bioma que hace contacto con todos los demás y que es cruzado por una red de selvas de galería, que funcionan como corredores de dispersión de la fauna (Lacher y Alho, 2001; Marinho-Filho y Reis, 1989; Redford y Fonseca, 1986). Los valores menores de similitud se registraron en la Pampa, por encontrarse aislada al sur del país. Es importante destacar que a pesar de ser formaciones forestales, la Selva Amazónica

Cuadro 3. Similitud (coeficiente de comunidad) entre la fauna de mamíferos de los cinco biomas brasileños, según el índice de Jaccard (J) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

CE: Cerrado; CA: Caatinga; AM: Selva Amazónica, MA: Mata Atlántica, PA: Pampa.

Hábitat	CA	AM	MA	PA
CE	0.46	0.34	0.47	0.40
CA	—	0.32	0.36	0.29
AM	—	---	0.29	0.20
MA	—	---	---	0.35

Índice de Jaccard:

$$J = a / (a + b + c)$$

de donde:

a = total de especies comunes a los dos biomas

b = número de especies restringidas al primer bioma

c = número de especies restringidas al segundo bioma

y la Selva Atlántica presentan una baja similitud de especies, debido al alto grado de endemismos encontrados en ambos biomas (cuadro 3).

CONSERVACIÓN

En Brasil actualmente hay 53 especies (9.4%) amenazadas de extinción (Bernardes *et al.*, 1990; Fonseca *et al.*, 1994), de las cuales 48 son terrestres y 21 son endémicas. En la Selva Atlántica hay 14 especies endémicas del bioma amenazadas, seguida de la Selva Amazónica con 13 (4 brasileñas) y el Cerrado con 2 especies (todas brasileñas). En la Caatinga sólo hay una especie endémica amenazada (Fonseca *et al.*, 1994; cuadro 4). Además, son consideradas como amenazadas de extinción las subespecies: *Callithrix argentata leucippes*, *Alouatta belzebul belzebul*, *Cebus apella xanthosternus*, *Chiropotes satanas satanas* y *Chiropotes satanas utahichi*.

De acuerdo con la UICN (Union Internacional para la Conservación de la Naturaleza), las especies de Brasil consideradas en peligro de extinción son *Callicebus kaapori* y *Dinomys branickii*. Las especies vulnerables son *Callithrix chrysolaus*, *C. geoffroyi*, *C. nigriceps*, *Inia geoffrensis*. Finalmente, las insuficientemente conocidas son

Cuadro 4. Lista oficial de las especies de mamíferos brasileños en riesgo de extinción. END = endémica. BR = Brasil, MA = Selva Atlántica, AM = Selva Amazónica; CE = Cerrado; CA = Caatinga. AME = amenazas; hab = destrucción de su hábitat; caz = caza; rar = ocurren en baja densidad y/o poseen un área de distribución pequeña. PROT = ocurrencia estimada en áreas protegidas; + = poco representada; ++ = medio representada; +++ = bien representada. UICN categoría considerada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Baillie y Groombridge, 1996); E = en peligro, V = vulnerable, R = rara, I = indeterminado, K = conocimiento insuficiente.

Especie	END	AME	PROT	UICN
XENARTHRA				
<i>Bradypus torquatus</i>	MA	hab/caz	+++	E
<i>Priodontes maximus</i>	—	hab/caz	++	V
<i>Tolypeutes tricinctus</i>	CA	caz/hab	+	E
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	—	hab/caz	+++	V
PRIMATES				
<i>Callithrix aurita</i>	MA	hab	++	E
<i>Callithrix flaviceps</i>	MA	hab/rar	++	E
<i>Callithrix humeralifer</i> ¹	AM/BR	hab	+	V
<i>Leontopithecus caissara</i>	MA	hab/rar	+	E
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	MA	hab	+	E
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	MA	hab	+	E
<i>Leontopithecus rosalia</i>	MA	hab	+	E
<i>Saguinus bicolor</i>	AM/BR	hab	+	E
<i>Saguinus imperator</i>	AM	hab	++	V
<i>Callimico goeldii</i>	AM	hab/rar	+	R
<i>Alouatta fusca</i> ²	—	caz/hab	+++	V
<i>Ateles belzebuth</i> ³	AM	caz	++	V
<i>Ateles paniscus</i>	AM	caz	+++	V
<i>Brachyteles arachnoides</i>	MA	hab/caz	+++	E
<i>Lagothrix lagotricha</i>	AM	caz	++	V
<i>Callicebus personatus</i>	MA	hab/caz	+++	V
<i>Saimiri vanzolinii</i>	MA	hab/rar	+	V
<i>Cacajao calvus</i>	AM	caz	+	E
<i>Cacajao melanocephalus</i>	AM	caz/hab	+	E

Cuadro 4. Continuación...

Especie	END	AME	PROT	UICN
<i>Chiropotes albinasus</i>	AM/BR	hab	+	V
<i>Pithecia albicans</i>	AM/BR	caz/hab	+	K
CARNIVORA				
<i>Atelocinus microtis</i>	AM	hab/rar	++	I
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	—	hab	+++	V
<i>Atelocinus microtis</i>	AM	hab/rar	++	I
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	—	hab	+++	V
<i>Speothos venaticus</i>	—	hab/rar	++	V
<i>Oncifelis colocolo</i>	—	hab	+	I
<i>Puma concolor</i>	—	hab/caz	+++	K
<i>Leopardus geoffroyi</i>	—	hab/caz	++	K
<i>Leopardus pardalis</i> ⁴	—	hab/caz	+++	K
<i>Leopardus tigrina</i>	—	hab/caz	+++	I
<i>Leopardus wiedii</i>	—	hab/caz	+++	I
<i>Panthera onca</i> ⁴	—	hab/caz	+++	K
<i>Lontra longicaudis</i>	—	hab/caz	+++	V
<i>Pteronura brasiliensis</i>	—	hab/caz	++	V
<i>Mustela africana</i>	—	rar/hab	++	I
CETACEA				
<i>Eubalaena australis</i>	—	caz	++	V
<i>Megaptera novaeangliae</i>	—	caz	++	V
<i>Pontoporia blainvillei</i>	—	caz	—	I
SIRENIA				
<i>Trichechus inunguis</i>	AM	caz/hab	++	V
<i>Trichechus manatus</i>	—	caz/hab	+++	V
ARTIODACTYLA				
<i>Blastocerus dichotomus</i>	—	caz/hab	+++	V
<i>Odocoileus virginianus</i>	—	caz/hab	++	K
<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	—	caz/hab	+++	I

Cuadro 4. Continuación...

Especie	END	AME	PROT	UICN
RODENTIA				
<i>Abravayaomys ruschii</i>	MA	rar/hab	+	I
<i>Juscelinomys candango</i> ⁵	CE/BR	hab	+	E
<i>Kunsia tomentosus</i>	MA	hab	—	I
<i>Phaenomys ferrugineus</i>	MA	rar/hab	—	E
<i>Rhagomys rufescens</i>	CE/BR	hab	—	E
<i>Wilfredomys oenax</i>	—	hab	—	I
<i>Chaetomys subspinosus</i>	MA	hab/caz	+++	V

Fuente: Fonseca *et al.* (1994). ¹ considerada para la subespecie *C. b. intermedia*. ² principalmente la subespecie *A. f. fusca*. ³ principalmente la subespecie *A. b. marginatus*. ⁴ presente en la lista de 1988 de la UICN. ⁵ en la actualidad no se reconocen la ocurrencia de poblaciones naturales.

Bassaricyon beddardi, *Dusicyon vetulus*, *Phocoena spinipinnis* y *Sotalia fluviatilis*. Además las subespecies *Callicebus torquatus lucifer* y *Cebus apella robustus*, *C. a. xanthosternus*, *Callithrix argentata leucippe*, *Chiropotes satanas satanas* y *C. s. utahiji* son clasificadas como vulnerables (cuadro 4).

La mayoría de las especies amenazadas son primates y carnívoros, y son especies de talla mayor (Fig. 2a y b). Los sanguívoros, nectarívoros y frugívoros son los menos amenazados (Fig. 2c). Los dos manatíes (*Trichechus inunguis* y *T. manatus*), además de amenazados de extinción, son los únicos herbívoros acuáticos. Existen otras tres especies acuáticas amenazadas de extinción, que son *Eubalaena australis*, *Megaptera novaeangliae* y *Pontoporia blainvillei* (Fig. 5).

Sin duda, el número de mamíferos amenazados de extinción es muy superior al que se reconoce oficialmente, principalmente por falta de datos básicos, lo que significa un desconocimiento de su estado real. Por ejemplo, los primates representan el 40% de los mamíferos amenazados, ya que la primatología brasileña a avanzado en las últimas décadas. Las especies menos vistas son poco estudiadas y tienen menor información. Este es el caso de la ausencia de representantes del orden Chiroptera en las listas. El orden cuenta con 146 especies brasileñas, de las cuales el 36% ocurren en la Selva Atlántica, un bioma altamente reducido y perturbado.

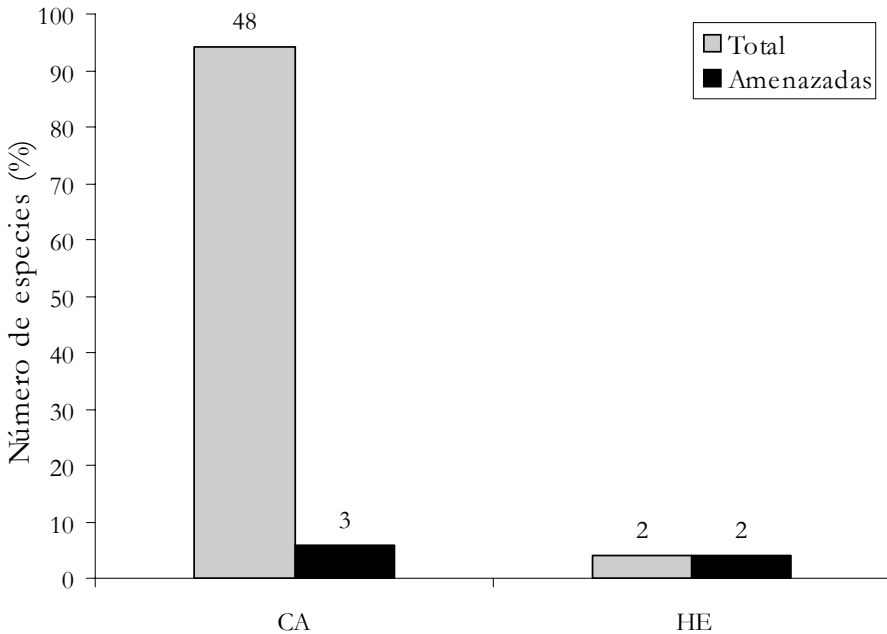


Figura 5. Distribución de frecuencia de los órdenes de los mamíferos brasileños acuáticos, de acuerdo con la dieta. Las categorías tróficas son: CA = carnívora y HE = herbívora. Los números encima de la barra representan el número de especies.

Otro hecho importante es que continúan siendo descubiertas nuevas especies, principalmente de talla pequeña, que tienden a ser geográfica o localmente raras. Estas características les confieren una alta vulnerabilidad, especialmente si están restringidas a ecosistemas alterados. Como ejemplo, *Leontopithecus caissara* (Lorini y Pearson, 1990) en la Selva Atlántica y *Microakodontomys transitorius* en el Cerrado (Fonseca *et al.*, 1994).

Así, el número oficial de mamíferos amenazados de extinción en Brasil, refleja el grado de conocimiento actual de la mastozoología brasileña y puede ser considerado en la realidad, como el número mínimo de especies amenazadas. Actualmente, se reconoce la existencia de 21 especies y subespecies de mamíferos insuficientemente conocidos y que probablemente están amenazados, por lo que es

razonable admitir que existan, por lo menos, el doble de especies de mamíferos amenazados, lo que representaría casi 20% de la fauna de los mamíferos del país (Fonseca *et al.*, 1994).

Causas de la extinción de especies

El problema de la conservación de los mamíferos brasileños en sus hábitats naturales, se encuadra en el esquema general del llamado “cuarteto diabólico” de degradación ambiental: 1) destrucción y fragmentación de hábitats naturales y contaminación; 2) caza excesiva y presión directa del hombre sobre las especies de mamíferos; 3) introducción deliberada o accidental de plantas y animales, y 4) efectos secundarios de otras extinciones, como es la extinción de una especie causada por la extinción de otra, denominado efecto dominó o extinción en cascada (Diamond, 1989).

Un problema que se presenta cuando el fragmento del bioma es declarado protegido, como en una Reserva Biológica o en un Parque Nacional, es que la población de mamíferos permanece aislada. Los fragmentos, aun cuando son considerados lo suficientemente grandes para la conservación, pueden ser pequeños para mantener poblaciones genéticamente viables durante períodos largos. Este es el caso de los primates amenazados como el mico león dorado (*Leontopithecus rosalia*), que vive en un fragmento de Selva Atlántica de “baixada”, en la Reserva Poço das Antas y el mico león de cara dorada (*L. chrysomelas*), que vive en la Reserva Biológica de Una, en Bahía y otros primates (Fig. 6).

Especies de mamíferos que requieran grandes áreas como los carnívoros, la onza (*Panthera onca*), el lobo guará (*Chrysocyon brachyurus*) e incluso aquellas especies que son intrínsecamente raras, como el perro vinagre (*Speothos venaticus*), están desapareciendo por la destrucción de su hábitat.

La Selva Atlántica representa uno de los ecosistemas más amenazados en el mundo (Mares y Genoways, 1982), con una elevada tasa de destrucción debido a la gran concentración humana. Aproximadamente el 70% de la población brasileña habita en este ecosistema. De su área original, sólo entre el 5 y 8% permanece con algún tipo de cubierta vegetal (Fonseca, 1985) y probablemente menos de 1% en estado primitivo (Mittermeier *et al.*, 1982). Es un ecosistema todavía poco estudiado, que posee una gran diversidad de fauna y flora, con muchos endemismos locales tanto de especies de árboles (Mori *et al.*, 1981), como de reptiles (Müller, 1973), aves (Haffer, 1974) y mamíferos (Cabrera, 1957; Kinzey, 1982; Mittermeier *et al.*, 1982; Moojen, 1952; Vieira, 1955).



Figura 6. *Leontopithecus rosalia* de la costa Atlántica es una especie endémica de Brasil en peligro de extinción por la destrucción del hábitat (Foto: Juan Pratsinestás).

En los últimos años el Cerrado también ha sufrido, un fuerte impacto sobre sus ambientes naturales, principalmente debido a la expansión agrícola posterior a la construcción de Brasília y de la creación del estado de Tocantins. En gran parte de este bioma, tierras que antes eran consideradas improductivas pasaron a ser utilizadas para la plantación de la soya. Además, la explotación de minerales en Mato Grosso y la actividad pecuaria en el Pantanal, son también fuertes aliados para la destrucción del Cerrado (Alho y Martins, 1995; Fonseca *et al.*, 1999).

La política de incentivos para la ocupación del suelo ha sido, hasta ahora, el principal factor de destrucción de la vegetación nativa. La cultura tradicional de desmontar las selvas y provocar incendios para abrir tierras al cultivo y la actividad ganadera, también ha causado la destrucción de grandes áreas de selva. Esto ha ocurrido a lo largo de las nuevas carreteras abiertas en la Amazonía y con la práctica de atraer colonos de otras áreas, como por ejemplo, en el estado de Rondonia. La falta de tecnología y conocimientos para convivir mejor con la selva y sus recursos, aunada a la exploración irracional de maderas y otros recursos y agravada por la contaminación de los ríos con mercurio (debido a la minería del oro), ha contribuido a la destrucción de los hábitats naturales de la Amazonía y Pantanal (Alho y Vieira, 1997).

En los estados de las regiones norte y nordeste, la caza para la subsistencia es una actividad que aún se practica con frecuencia. Esta actividad ha llevado a la reducción y extinción local de muchas especies de mamíferos, en especial de los preferidos por el consumo de su carne, como primates, venados y puercos selvajes. En la Caatinga, este hecho es tan frecuente que el “mocó” (*Kerodon rupestris*), un roedor endémico que era abundante, en la actualidad se encuentra representado por reducidas poblaciones y en lugares de difícil acceso, como en el sertão rupestre del estado de Pernambuco.

Otro punto importante a destacar es la interferencia del hombre sobre la distribución de las especies de mamíferos en los ambientes naturales. Además de las extinciones locales, hay especies que están siendo favorecidas y están ampliando su distribución original. *Callicebus* es un género de primate que se especializa bien en las selvas ligeramente alteradas por los indios en la Amazonía. *Callithrix jacchus* es otro ejemplo; esta especie originalmente se encontraba solamente en la Caatinga y fue introducida en el Cerrado y en el Bosque Atlántico, donde encontró condiciones favorables y se adaptó a estos biomas. Esta especie de primate puede ser encontrada en Rio de Janeiro, São Paulo, Minas Gerais y otros estados.

Áreas protegidas

Brasil tiene cerca de 4.96% (42,354,312.68 ha) de su territorio protegido por ley, bajo diferentes formas de categorías de manejo (2% de área de protección integral, parques y reservas y 2.96% de áreas para uso sustentable). La media mundial de áreas protegidas, excluyendo a la Antártida, es de 3.1%. Sin embargo, para un país megadiverso, esta extensión total de las áreas protegidas es aún muy pequeña. Para efecto de comparación, considerando solamente países en desarrollo, el porcentaje

Cuadro 5. Area total de las Unidades de Conservación de uso indirecto
(<http://www2.ibama.gov.br>).

Bioma	Área protegida (ha)	Número de Unidades	Porcentaje del Bioma
Selva Amazónica	13,232,307	23	3.5%
Selva Amazónica/Cerrado	2,000	1	(transición)
Cerrado	1,745,621	15	0.9%
Caatinga	492,267	3	0.3%
Selva Atlántica	788,965	24	0.7%
Pantanal	75,494	1	0.7%
Planalto Sur-Brasileño	347,767	9	0.1%

es bastante mayor, como en Indonesia (16%), Venezuela (11%) y Costa Rica (23%; IBAMA, 1989).

Dentro del Sistema Nacional de Categorías de Manejo de los Recursos Naturales, las categorías de manejo de uso indirecto son las más importantes para la conservación de la biodiversidad, pues, teóricamente, proveen de protección integral de los atributos naturales y del patrimonio genético, procurando mantener los ecosistemas en su estado natural, con el mínimo indispensable de alteración. Estas categorías comprenden, en los datos oficiales, 1.8% de la extensión territorial del país (CIMA, 1991), divididas bajo forma de Parques Nacionales, Reservas Biológicas y Estaciones Ecológicas (cuadro 5).

El bioma más privilegiado en unidades de conservación, en términos relativos, es la Selva Amazónica, con 3.59% de su área protegida bajo la forma de unidades de conservación de uso indirecto y 5.23% de uso directo de los recursos naturales. El menos privilegiado es la Caatinga, con apenas 0.68% de unidades de conservación de uso indirecto y 0.4% de uso directo. En el Cerrado, incluyendo el Pantanal, estos porcentajes son 0.87% y 0.4% respectivamente, y en la Selva Atlántica existen únicamente unidades de uso indirecto que corresponden al 0.7% por ciento del bioma. En relación a las unidades de conservación marinas, hay 0.8% de áreas protegidas de uso indirecto de los recursos naturales que están incluidos en tres Parques Nacionales y dos Reservas Biológicas (CIMA, 1991; <http://www.ibama.gov.br/unidades/geralucs/estat/html-brasil/uccat-i.htm>). En segundo lugar está el Planalto Sur-Brasileño, donde el 1.0% del bioma está protegido

bajo forma de unidades de uso indirecto y 0.3% de uso directo. En el Cerrado, incluyendo el Pantanal, estos porcentajes son 0.7% y 0.2% respectivamente y, en la Selva Atlántica, existen únicamente unidades de uso indirecto, que corresponden al 0.5% del bioma. En relación a las unidades de conservación marinas, hay 0.8% de áreas protegidas de uso indirecto de los recursos naturales, que incluyen 3,106 km² divididas entre tres Parques Nacionales y dos Reservas Biológicas (CIMA, 1991).

Las áreas declaradas protegidas tienen dificultad de protección, principalmente debido a tres factores: 1) falta de fiscalización e infraestructura adecuadas; 2) presión social de la miseria, pobreza y uso inadecuado del suelo por la política pública vigente; y 3) falta de integración de las unidades de conservación en un plan de acción en educación ambiental y adecuación del entorno del área en una actividad socio-económica de acuerdo con el área declarada protegida.

Perspectivas para la conservación

De acuerdo con el análisis anterior, el punto focal es conocer mejor los mamíferos brasileños y su historia natural. La estrategia de conservación de los mamíferos en la naturaleza, se incluye en la estrategia más amplia de conservación del país. Los puntos principales son:

1. Consolidación del sistema de unidades de conservación en el país, que deben formar parte de una red de unidades seleccionadas con criterios de ecología del paisaje, de forma en que se asegure su representatividad, integridad y viabilidad.

2. Entre tanto, las áreas declaradas protegidas representan un pequeño porcentaje del total de biomas. Es fundamental asegurar la sobrevivencia de los mamíferos en otras áreas de bosque o en otro tipo de cubierta vegetal, promoviendo el uso sustentable y racional de los recursos, evitando la deforestación radical.

3. Promoción y ejecución de acuerdos y convenciones internacionales, como la Convención de la Biodiversidad, la Agenda 21 de la ONU, la disciplina del comercio de especies como el CITES y otros instrumentos y acuerdos internacionales.

4. Promover políticas públicas del uso del suelo y de recursos naturales compatibles con la conservación de la naturaleza, a través de la valoración intrínseca de las especies por el potencial económico, por el valor ético y estético que representan.

5. Promover programas de educación ambiental y concientización pública sobre el valor de los mamíferos.

6. Promover investigación y planes de acción para la protección de los mamíferos amenazados, como los grandes carnívoros que se encuentran arriba de la cadena trófica y que ejercen un papel fundamental en la estructura y función del ecosistema; especies altamente amenazadas por la reducción de sus hábitats, como los primates (*Leontopithecus*, *Brachyteles* y otros) y especies símbolo o bandera, que representan una fuerte simpatía pública para la conscientización de la conservación.

ABSTRACT

The Brazilian mammals fauna is one of the richest fauna in the world, represented by 12 orders, 47 families, 212 genera and 564 species. The three aquatic orders of mammals are represented. The country has 158 endemic species, all of them terrestrial, with more endemism within the rodents (112 species). Out of 53 threatened species, 40.7% are primates. Studies are needed on biogeography, biology, and ecology on the various orders, and the small mammals face serious taxonomic problems. Despite its enormous size, Brazil presents a great proportion of its natural areas altered by human activity. Only 3.7% of the territory is officially protected, under conservation units (national parks and biology reserves).

The 8,511,965 Km² of the Brazilian territory are covered by a complex range of biomes. The Amazon comprises 3,600,000 Km²; the "Cerrado", a savanna like vegetation of central-western Brazil extends throughout 1,500,000 Km²; the "Caatinga", a semi-arid biome with 650,000 Km²; and the Atlantic Forest, a rain forest along the coast, covered originally 700,000 Km²; today reduced to 5-8% of its original size. Originally 75-90% of the country was covered by those biomes, and the rest was freshwater bodies and wetlands.

Brazil is important because it harbors 48 primate species, which represents 21.8% of the world's primates. Sixteen percent of the endemic mammals of the world are within the Brazilian territory. There are more terrestrial vertebrates than in any other part of the world, with about 31% of all vertebrate species of the Neotropical region.

The order with the greatest number of species is Rodentia with 224 species (39.7%), followed by Chiroptera with 146 species (25.9%) and Primates with 48 species (8.5%). Two orders are represented by one species each: Lagomorpha and Perissodactyla. The three aquatic orders are well represented: Cetacea with 43 species (7.6%), Pinnipedia with 6 species (1.1%) and Sirenia with 2 species (0.3%). According to the major dietary strategy, most of the Brazilian mammals are insectivorous (27.6%), 26.0% herbivorous, and 19.9% omnivorous.

In Brazil, there are 53 mammals species threatened with extinction, most of which are median or large sized-mammals, especially primates and carnivores. The lack of scientific inventories is evident. Recently, a new species of primate, *Leontopithecus caissara*, was found living in an island near the coast between the states of São Paulo and Paraná. Two new species of rodents were described for Cerrado near Brasília: *Akodon lindebergi* and

Microakodontomys transitorius. Several new species of monkeys such as *Callithrix*, *nigriceps* and *C. manesi* were recently described. Besides the expected taxonomic problems, much more is needed to know fully the complex Brazilian mammal diversity.

The conservation problem of the Brazilian mammals can be attributed to: (1) destruction and fragmentation of natural habitats, in addition to pollution; (2) overhunting pressure due to direct action of human activity; (3) introduction of alien species of plants and animals; and (4) secondary effect of extinction with the domino effect, i.e., the lack of one species implies the lack of the other and so on.

The Atlantic Forest biome is one of the most threatened biomes in the world. About 70% of the Brazilian human population is concentrated within the original dominium of the Atlantic Forest. Today only 5-8% of original biome. Remains, in fragments, even though the biodiversity is very significant for trees, reptiles, birds and mammals.

Finally, a general conservation framework applies to Brazilian mammals conservation:

1. Enhance the system of protected areas in the country, with a representative network of protected areas with a sound management action plan.
2. Protect mammalian species which deserve special concern due to their degree of threat, ecological or scientific importance, endangered status of the habitat on biogeographical distribution, as well as strategic consideration (flagship value, exploitation, economic value, etc).
3. Promote the sustainable use of wildlife species through management plans that can support protection of biodiversity and habitat integrity.
4. Promote environmental education and conservation awareness stressing mammalian concerns.
5. Enforce and implement international treaties and convention, particularly the Biodiversity Convention, CITES, TRAFFIC, and others.
6. Provide incentives for scientific research to support sound management plans on the ground.

AGRADECIMIENTOS

WWF del Brasil por su apoyo, Berila Gandolfo Conceição y Anaelara Gandolfo Conceição por la traducción del manuscrito y Helcio Ribeiro por su colaboración.

LITERATURA CITADA

Alho, C.J.R. 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits. Pp. 143-166, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.

- Alho, C.J.R., T.E. Lacher, Jr. y H.C. Gonçalves. 1988. Environmental degradation in the Pantanal ecosystem of Brazil. *BioScience*, 38:164-171.
- Alho, C.J.R. y E.S. Martins. 1995. *De grão em grão o Cerrado perde espaço*. WWF Brasil, Brasília, D.F.
- Alho, C.J.R. y L.M. Vieira. 1997. Fish and wildlife resources in the Pantanal wetlands of Brazil and potential disturbances from the release of environmental contaminants. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16: 71-74.
- Alho, C.J.R. y T.E. Lacher, Jr. 1991. Mammalian conservation in the Pantanal of Brazil. Pp. 280-294, en: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity and Conservation* (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Alho, C.J.R., P.N. Conceição, R. Constantino, T. Schlemmermeyer, C. Strussmann, L.A.S. Vasconcellos y M. Schneider. 2000. *Fauna Silvestre da Região do Rio Manso, MT*. Edições IBAMA/ELETRONORTE, Brasília, D.F.
- Alonso, M.T.A. 1977. Vegetação. Pp. 81-109, en: *Geografia do Brasil: Região Sudeste*. Volume 4 y 5. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.
- Ávila-Pires, F.D. 1960. Roedores colecionados na região da Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 50:25-46.
- Ávila-Pires, F.D. 1987. Introdução à mastozoología do Brasil Meridional. *Revista Brasileira de Zoologia*, 4:115-128.
- Baillie, J. y B. Groombridge. 1996. *1996 IUCN red list of threatened animals*. IUCN, Gland, Suíza.
- Bernardes, A.T., A.B.M. Machado y A.B. Rylands. 1990. *Fauna brasileira ameaçada de extinção*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, Brasil.
- Best, R. C. 1984. The aquatic mammals and reptiles of the Amazon. Pp. 371-412, en: *The Amazon limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. (H. Soili, ed.). W. Junk Publishers, Amsterdam.
- Brooke, J. 1993. *Brazilian rain forest yields most diversity for species of trees*. New York Times Current Events Edition, Nueva York, N.Y.; Marzo 30.
- Cabrera, A. 1957. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. I. (Metatheria, Unguiculata, Carnivora). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas, 4:1-307.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. II (Sirenia-Perissodactyla-Artiodactyla-Lagomorpha-Rodentia-Cetacea). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 4:309-732.
- Cerqueira, R. 1982. South American landscapes and their mammals. Pp. 53-75, en: *Mammalian biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- CIMA (Conselho Interministerial de Meio Ambiente). 1991. *Subsídios técnicos para elaboração do relatório nacional do Brasil para CNUMAD*. Brasília, D.F.

- CODEPLAN (Secretaria do Governo do Distrito Federal). 1976. *Diagnóstico do espaço natural do Distrito Federal*. Brasília. D.F.
- Darwin, C.R. 1839. *Journal of research into the geology and natural history of the various countries visited by H.M.S. Beagle, under the Command of Captain Fitzroy, R.N., from 1832 to 1836*. Henry Colburn, Londres.
- Davis, W.B. 1976. Geographic variation in the lesser *Noctilio*, *Noctilio albiventris* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 57:687-707.
- Diamond, J. 1989. Overview of Recent Extinctions. Pp 37-41, en: *Conservation for the Twenty-First Century* (D. Western y M. Pearl, eds.). Oxford University Press, Nueva York.
- Dietz, J.M. 1983. Notes on the natural history of some small mammals in Central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 64:521-523.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, 38:205-341.
- Eiten, G. 1974. An outline of the vegetation of South America. *Abstracts of 5th Congress of the International Primatological Society*, 1:529-545.
- Eiten, G. 1990. Vegetação do Cerrado. Pp. 9-63, en: *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas* (M.N. Pinto, ed.). Ed. Universidade de Brasília (UnB), Secretaria de Meio Ambiente, Ciência e Tecnologia do DF (SEMATEC), Brasília, D.F.
- Emmons, L.H. y F. Feer. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Falesi, I.C., T.E. Rodrigues, I.K. Morikawa y R.S. Reis. 1971. *Solos do distrito agropecuário de SUFRAMA* (Trecho: km 30 - km 79, Rod. BR-174). Instituto de Investigação e Experimentação Agropecuária da Amazônia Ocidental (IPEAAOc), Série Solos. Belém.
- Fernandez, F.A.S., R. Cerqueira y C.J. Tribe. 1988. On the mammals collected on coastal islands of Rio de Janeiro state, Brazil. *Mammalia*, 52:219-224.
- Ferrari, S.F. y M.A. Lopes. 1992. A new species of marmoset, genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates), from western Brazilian Amazonia. *Goeldiana, Zoologia*, 12:1-13.
- Fonseca, G.A.B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 34:17-34.
- Fonseca, G.A.B. y M.A.M. Kierulff. 1988. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bulletin Florida State Museum, Biological Science*, 34:99-152.
- Fonseca, G.A.B., A.B. Rylands, C.M.R. Costa, R.B. Machado y Y.L.R. Leite (eds.). 1994. *Livro Vermelho dos Mamíferos Brasileiros Ameaçados de Extinção*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Fonseca, G.A.B., R.A. Mittermeier, R.B. Cavalcante y C.G. Mittermeier. 1999. Brazilian Cerrado. Pp. 149-159, en: *Hotspots. Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. CEMEX, Conservation International, México, D.F.
- Gardner, A.L. y G.K. Creighton. 1989. A new generic name for Tate's (1933) *Microtarsus* group of South American mouse opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102:3-7.

- Gastal, M.L. 1997. *Ecologia de comunidades de pequenos mamíferos em Matas de Galeria de Brasília*. Tesis de Doctorado. Universidade de Brasília, Brasília, D.F.
- Geise, R. y M. Borobia. 1987. New Brazilian records for *Kogia*, *Pontoporia*, *Grampus*, and *Sotalia* (Cetacea, Physeteridae, Platanistidae, and Delphinidae). *Journal of Mammalogy*, 68:873-875.
- Gribel, R. y V.A. Taddei. 1989. Notes on the distribution of *Tonatia schulzi* and *Tonatia carrikeri* in the Brazilian Amazon. *Journal of Mammalogy*, 70:871-873.
- Groombridge, B.(ed.) 1992. *Global Biodiversity. Status of the Earth's living resources*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Haffer, J. 1974. *Avian speciation in Tropical South America*. Nuttall Ornithology Club, Cambridge, Massachusetts.
- Handley, C.O., Jr. 1967. Bats of the canopy of an Amazonian Forest. *Atlas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 5:211-215.
- Handley, C.O., Jr. y R.H. Pine. 1992. A new species of prehensile-tailed porcupine, genus *Coendou* Lacépède, from Brazil. *Mammalia*, 56:237-244.
- Hensel, R. 1867. Beiträge zur näheren Kenntniss der brasilianischen Provinz São Pedro do Rio Grande do Sul. *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde. Berlin*, 2:227-376.
- Hensel, R. 1873. Beiträge zur Kenntniss der Säugethiere Süd-Brasiliens. *Abhandlungen der Königlich Akademie der Wissenschaften. Berlin*, 1872:1-130.
- Hershkovitz, P. 1963. A systematic and zoogeographic account of the monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae) of the Amazonas and Orinoco River basins. *Mammalia*, 27:1-80.
- Hershkovitz, P. 1987. A history of the recent mammalogy of the Neotropical region from 1492 to 1850. *Fieldiana Zoology, New Series*, 39:11-98.
- Hershkovitz, P. 1990. Mice of the *Akodon boliviensis* size class (Sigmodontinae, Cricetidae) with the description of two new species from Brazil. *Fieldiana Zoology, New Series*, 57:1-35.
- Hershkovitz, P. 1992. The South American gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* Gardner y Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): A taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana Zoology, New Series*, 70:1-56.
- Hueck, K. 1972. *As Florestas da América do Sul*. Ed. Polígono, São Paulo.
- IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis). 1989. *Sistema Nacional de Unidades de Conservação-SNUC*. Brasília, D.F.
- Ihering, H.V. 1894. *Os Mamíferos de São Paulo. Catálogo "Diário Oficial"*, São Paulo.
- Ihering, H.V. 1902. Natterer e Langsdorff. Exploradores Antigos do Estado de São Paulo. *Revista do Museu Paulista*, 5:13-34.
- Ihering, H.V. 1904. O Rio Juruá. *Revista do Museu Paulista*, 6:392-425.
- Ihering, H.V. 1911. Os Mamíferos do Brasil Meridional (I). *Revista do Museu Paulista*, 3:147-272.
- Junk, W.J. y K. Furch. 1985. The physical and chemical properties of amazonian waters and their relationships with the biota. Pp. 3-17, en: *Amazonia* (G.T. Prance y T.E. Lovejoy, ed.). UICN y Pergamon Press Ltd., Oxford.

- Kinzey, W.G. 1982. Distribution of primates and forest refuges. Pp. 455-482, en: *Biological Diversification in the Tropics* (G.T. Prance, ed.). Columbia University Press, Nueva York.
- Koopman, K.F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp. 273-302, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburg, Pennsylvania.
- Lacher Jr., T.E. y C.J.R. Alho. 2001. Terrestrial small mammal richness and habitat associations in an Amazon Forest-Cerrado contact zone. *Biotropica*, 33:171-181.
- Lorini, M.L. y V.G. Pearson. 1990. Nova especie de *Leontopithecus* Lesson, 1840, do sul do Brasil (Primates, Callitrichidae). *Boletim do Museu Nacional*, 338:1-14.
- Lund, P.W. 1841. Tillaeg tildeto sidte Afhandlinger over Brasiliens Dyreverden för sidster Jordomvaelting. Kong. Danske Videnskab. Selsk, Sks. Naturvidensk. og. *Math. Afhandl., Kjbenhavn*, 8:275-296.
- Marcgraf, de Liebstad, G. 1648. Historiae rerum naturalium Brasiliae, libro octo cum appendice de Tapuyis, et Chilensibus. Ioannes de Laet, Antvverpianus, In ordinem digessit & annotationes addidit multas, & varia ab auctore ommissa supplevit & illustravit. en: *Historia Naturalis Brasiliae, aspicio et beneficio Illustras. I. Maritti Com. Nassau. Issius provinciae et Maris summi praefecti adornata in qua non tantum plantae et animalia sed et indiginarum morbi, ingenia et mores describuntur et iconobus scripta quingentas illustrantus* (W. Piso, ed). Fransiscum Hackium, et Amstelodami, Lud, Elizevirium, Leiden, Holanda.
- Mares, M.A. y H.H. Genoways (eds.). 1982. *Mammalian Biology in South America*. Pymatuning Symposia in Ecology 6, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburg, Pennsylvania.
- Mares, M.A. y R.A. Ojeda. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognath Rodents. Pp. 393-432, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburg, Pennsylvania.
- Mares, M.A. y K.A. Ernest. 1995. Population and ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 76:775-768.
- Mares, M.A., J.K. Braun y D. Gettinger. 1989. Observations on the distribution and ecology of the mammals of the Cerrado grassland of Central Brazil. *Annals of Carnegie Museum*, 58:1-60.
- Mares, M.A., K.A. Ernest y D.D. Gettinger. 1986. Small mammal community structure and composition in the Cerrado Province of central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2:289-300.
- Mares, M.A., M.R. Willig, K.E. Streilein y T.E. Lacher, Jr. 1981. The mammals of Northeastern Brazil: a preliminary assessment. *Annals of Carnegie Museum*, 50:81-137.
- Marinho-Filho, J.S. y M.L. Reis. 1989. A fauna de mamíferos associada às matas de galeria. Pp. 43-60, en: *Simpósio sobre mata ciliar, Anais* (L.M. Barbosa, coord.). Fundação Cargill, Campinas, São Paulo.

- Markham, C.G. 1972. *Aspectos climatológicos da seca no Brasil-Nordeste*. Sudene Assessora Técnica Divisão de Documentação, Recife, Brasil.
- Markham, C.G. y D.R. McLain. 1977. Sea surface temperature related to rain in Ceará, north-eastern Brazil. *Nature*, 265:320-323.
- Mittermeier, R.A., A.F. Coimbra-Filho, I.D. Constable, A.B. Rylands y C. Valle. 1982. Conservation of primates in the Atlantic forests of Eastern Brazil. *International Zoo Yearbook*, 22:2-17.
- Mittermeier, R.A., M. Schwarz y J.M. Ayres. 1992. A new species of marmoset, genus *Callithrix* Erxleben, 1777 (Callitrichidae, Primates), from the Rio Maués region, state of Amazonas, central Brazilian Amazonia. *Goeldiana, Zoologia*, 14:1-17.
- Moojen, J. 1952. *Os roedores do Brasil*. Ministério da Educação e Saúde. Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro.
- Mori, S.A., B.M. Boom y G.T. Prance. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia*, 33:233-245.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Ed. Wiley, Nueva York.
- Müller, P. 1973. *The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm*. W. Junk Publishers, Amsterdam.
- Nowak, R.M. y J.L. Paradiso. 1983. *Walker's mammals of the World*. Volumes I, II. Cuarta edición. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Nunes, A.P., J.M. Ayres, E.S. Martins y J.S. Silva. 1988. Primates of Roraima (Brazil). I. Northeastern part of the territory. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 4:87-100.
- Olmos, F. 1991. Observations on the behaviour and population dynamics of some Brazilian Atlantic Forest rodents. *Mammalia*, 55:555-565.
- Palazzo Júnior, J.T. y M.C. Both. 1988. *Guia dos mamíferos marinhos do Brasil*. SAGRA Livraria, Editora e Distribuidora Ltda, Porto Alegre, RS.
- Patton, J.L. 1990. Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana Zoology*, 39:305-345.
- PCBAP (Plano de Conservação da Bacia do Alto Paraguai). 1997. *Diagnóstico dos meios físico e biótico*. Tomo II - Vegetação. Ministério do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos da Amazônia Legal. Brasília, D.F.
- Pelzeln, A. von. 1883. Brasilische Säugethiere. Resultate von Johann Natterer's Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 33:1-140.
- Pine, R.H. 1976. *Monodelphis umbistriata* (A. de Miranda-Ribeiro) is a distinct species of opossum. *Journal of Mammalogy*, 57:785-787.
- Pine, R.H. 1977. *Monodelphis iberingi* (Thomas) is a recognizable species of Brazilian opossum (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae). *Mammalia*, 41:235-237.

- Pine, R.H. 1979. Taxonomic notes on "*Monodelphis dimidiata itatiayae* (Miranda-Ribeiro)", *Monodelphis domestica* (Wagner) and *Monodelphis maraxina* Thomas (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae). *Mammalia*, 43:495-499.
- Pine, R.H. y C.O. Handley, Jr. 1984. A review of the Amazonian short-tailed opossum *Monodelphis emiliae* (Thomas). *Mammalia*, 48:239-245.
- Pires, J.M. y G.T. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. Pp. 109-145, en: *Amazonia* (G.T. Prance y T.E. Lovejoy, eds.). Pergamon Press Ltd., Oxford
- Prance, G.T. y G.B. Schaller. 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brasil. *Brittonia*, 34:228-251.
- Redford, K.H. y G.A.B. da Fonseca. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica*, 18:126-135.
- Reis, N.R. 1984. Estrutura de Comunidade de Morcegos na Região de Manaus, Amazonas. *Revista Brasileira de Biologia*, 44:247-254.
- Reis, N.R. y A.L. Peracchi. 1987. Quirópteros da região de Manaus, Amazonas, Brasil (Mammalia, Chiroptera). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia*, 3:161-182.
- Santos, I.B., R.A. Mittermeier, A.B. Rylands y C.M.C. Valle. 1987. The Distribution and conservation status of primates in southern Bahia, Brazil. *Primate Conservation*, 8:126-142.
- Sazima, I. y V.A. Taddei. 1976. A second Brazilian record of the South American flat-headed Bat, *Neoplatus mattogrossensis*. *Journal of Mammalogy*, 57:757-758.
- Silva, F. 1984. *Mamíferos silvestres do Rio Grande do Sul*. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Smith, H. 1883. The Naturalist-Brazilian Expedition. *American Naturalist*, 17:351-358; 17:707-716.
- Smith, H. 1884. The Naturalist-Brazilian Expedition. *American Naturalist*, 18:464-470.
- Spix, J.B. von y C.F. von Martius. 1823-1831. *Reise in Brasilien auf Befehl Sr. Majestat Maximilian Joseph I., Königs von Baiern, in den Jahren 1817 bis 1820*. M. Lindauer, Vol. 1, 1823; Vol. 2, 1828; Vol. 3, 1831. Munich.
- Spix, J.B. von y C.F. von Martius. 1824. *Travels in Brazil in the Years 1817-1820, Undertaken by Command of His Majesty the King of Bavaria. Translated from the original German by H. E. Lloyd*. Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown, and Green, Londres.
- Stallings, J.R. 1989. Small mammal inventories in an eastern Brazilian Park. *Bulletin of Florida State Museum, Biological Science*, 34:153-200.
- Streilein, K.E. 1982a. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. I. Climate and faunal composition. *Annals of Carnegie Museum*, 51:79-107.
- Streilein, K.E. 1982b. Behavior, ecology, and distribution of South American marsupials. Pp. 231-250, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.

- Taddei, V.A., L.D. Vizotto y I. Sazima. 1978. Notas sobre *Lionycteris* e *Lonchophylla* nas coleções do Museu Paraense Emílio Goeldi (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 92:1-14.
- Taddei, V.A., L.D. Vizotto y I. Sazima. 1983. Uma nova especie de *Lonchophylla* do Brasil e chave para identificação das especies do gênero (Chiroptera, Phyllostomidae). *Ciência e Cultura*, 35:625-629.
- Taddei, V.A., S.A. de Souza y J.L. Manuzzi. 1988. Notas sobre uma coleção de *Lonchophylla bokermanni* de Ilha Grande, Sudeste do Brasil (Mammalia, Chiroptera). *Revista Brasileira de Biologia*, 48:851-855.
- Terborgh, J. 1985. The ecology of amazonian primates. Pp. 284-304, en: *Amazonia* (G.T. Prance y T.E. Lovejoy, eds.). UICN y Pergamon Press Ltd., Nueva Jersey.
- Thomaz, L.D. y R. Monteiro, 1997. Composição florística da Mata Atlântica de encosta da Estação Biológica de Santa Lúcia, município de Santa Teresa-ES. *Boletim do Museu de Biologia Mello-Leitão* (N. Sér.) 7:3-48.
- Trajano, E. 1982. New record of bats from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 63:529.
- UICN/SSC. 1993. *Neotropical Primates*, Vol 1, No. 1. Belo Horizonte.
- Vieira, C. 1955. Lista remissiva dos mamíferos do Brasil. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, 8:341-464.
- Vivo, M. y N.F. Gomes. 1989. First record of *Caluromysiops irrupta* Sanborn, 1951 (Didelphidae) from Brazil. *Mammalia*, 53:310-311.
- Wagner, J.A. 1840-1855. Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen von Dr. Johann Christian Daniel von Schreber, Erlangen, Alemania.
- Wagner, J.A. 1842. Diagnosen neuer Arten brasilischer Säugethiere. *Archiv für Naturgeschichte*, 8:356-362.
- Wagner, J.A. 1843. Diagnosen neuer Arten brasilischer Handflügler. *Archiv für Naturgeschichte*, 9:365-368.
- Wetzel, R.M. 1980. Revision of the naked-tailed armadillos, genus *Cabassous* McMurtrie. *Annals of Carnegie Museum*, 49:323-357.
- Wetzel, R.M. 1982. Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American edentates. Pp. 345-375, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburg, Pennsylvania.
- Wetzel, R.M. y F.D. Ávila-Pires. 1980. Identification and distribution of the recent sloths of Brazil (Edentata). *Revista Brasileira de Biologia*, 40:831-836.
- Wied-Neuwied, M.A.P. 1820. Ueber ein noch unbeschriebenes Säugethier der Familie der Nager. *Isis* (Oken's), 1:43.
- Wied-Neuwied, M.A.P. 1820-1821. *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817*. Heinrich Ludwig Brönnner, Frankfurt A. M., Vol. 1, 1820; Vol. 2, 1821.
- Wied-Neuwied, M.A.P. 1821. Ueber die Brasilianischen Hirschart. *Isis* (Oken's), 2:649-651.

- Wied-Neuwied, M.A.P. 1822-1831. *Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens*. (Recueil de Planches Coloriées d'Animaux du Brésil.) Weimar, Alemania.
- Wied-Neuwied, M.A.P. 1826. *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien*, Vol. 2. Gr. H. S. priv. Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar, Alemania.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Second edition. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Willig, M.R. 1983. Composition, microgeographic variation, and sexual dimorphism in Caatingas and Cerrado bat communities from Northeast Brazil. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 23:5-131.
- Willig, M.R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado biomes in Northeast Brazil. *Journal of Mammalogy*, 66:668-681.
- Winge, H. 1888. *Jordfundne og Nulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien*. E. Museo Lundii, 1 (pt. 3). Copenhagen.

 Apéndice. Especies endémicas de Brasil.

DIDELPHIMORPHIA

Gracilinanus emiliae
Gracilinanus microtarsus
Marmosa domina
Marmosa scapulata
Marmosops incanus
Monodelphis domestica
Monodelphis emiliae
Monodelphis iberingi
Monodelphis maraxcina
Monodelphis rubida
Monodelphis scalops
Monodelphis theresa
Monodelphis unistriata
Thylamys agricolai
Thylamys karimii

Callithrix flaviceps
Callithrix geoffroyi
Callithrix humeralifer
Callithrix jacchus
Callithrix kuhlii
Callithrix manesi
Callithrix nigriceps
Callithrix penicillata
Chiropotes albinasus
Leontopithecus caissara
Leontopithecus chrysopygus
Leontopithecus chrysomelas
Leontopithecus rosalia
Saguinus bicolor
Saguinus labiatus
Saimiri ustus
Saimiri vanzolinii

XENARTRA

Brachypus torquatus
Tolypentes tricinctus

CARNIVORA

Dusicyon vetulus

CHIROPTERA

Chiroderma doriae
Lonchophylla bokermanni
Lonchophylla dekeyseri
Vampyrops recifinus
Histiotus alienus
Histiotus velatus
Saccopteryx gymnura

RODENTIA

Abravayaomys ruschii
Akodon arviculoides
Akodon caniventris
Akodon lindbergi
Akodon sanctipaulensis
Akodon serrensis
Bibimys labiosus
Blarinomys breviceps
Bolomys fuscinus
Calomys leucodactylus
Carterodon sulcidens
Cavia fulgida
Chomys bishopi

PRIMATES

Alouatta belzebul
Aotus insulatus
Brachyteles arachnoides
Callicebus personatus
Callithrix aurita

 Apéndice. Continuación...

<i>Chomys laticeps</i>	<i>Holochilus wagneri</i>
<i>Chaetomys subspinosus</i>	<i>Isothrix pagurus</i>
<i>Coendou insidiosus</i>	<i>Juscelinomys candango</i>
<i>Coendou nigricans</i>	<i>Kerodon rupestris</i>
<i>Coendou roberti</i>	<i>Lonchothrix emiliae</i>
<i>Coendou villosus</i>	<i>Microakodontomys transitorius</i>
<i>Coendou brandtii</i>	<i>Microsciurus manarius</i>
<i>Coendou centralis</i>	<i>Microxus iberingi</i>
<i>Coendou koopmani</i>	<i>Myoprocta leptura</i>
<i>Coendou tricolor</i>	<i>Oryzomys catherinae</i>
<i>Ctenomys bicolor</i>	<i>Oryzomys cinnamomus</i>
<i>Ctenomys brasiliensis</i>	<i>Oryzomys emiliae</i>
<i>Ctenomys flamarioni</i>	<i>Oryzomys milleri</i>
<i>Ctenomys nattereri</i>	<i>Oryzomys paricola</i>
<i>Ctenomys rondoni</i>	<i>Oryzomys mattogrossae</i>
<i>Dasyprocta aurea</i>	<i>Oryzomys microtis</i>
<i>Dasyprocta croconota</i>	<i>Oryzomys utiariensis</i>
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	<i>Oryzomys intermedius</i>
<i>Echimys blainvillei</i>	<i>Oryzomys lamia</i>
<i>Echimys brasiliensis</i>	<i>Oryzomys laticeps</i>
<i>Echimys dasythrix</i>	<i>Oryzomys oniscus</i>
<i>Echimys lamarum</i>	<i>Oryzomys angularis</i>
<i>Echimys macrurus</i>	<i>Oryzomys judex</i>
<i>Echimys medius</i>	<i>Oryzomys quaestor</i>
<i>Echimys nigrispinus</i>	<i>Oryzomys roberti</i>
<i>Echimys paleacens</i>	<i>Oryzomys rufus</i>
<i>Echimys pictus</i>	<i>Phaenomys ferrugineus</i>
<i>Echimys thomasi</i>	<i>Proechimys albispinus</i>
<i>Echimys unicolor</i>	<i>Proechimys dimidiatus</i>
<i>Euryzgomatomys guiana</i>	<i>Proechimys iberingi</i>
<i>Galea flavidens</i>	<i>Proechimys myosurus</i>
<i>Galea wellsi</i>	<i>Proechimys setosus</i>
<i>Holochilus leucogaster</i>	<i>Proechimys arescens</i>
<i>Holochilus nanus</i>	<i>Proechimys boimensis</i>
<i>Holochilus physodes</i>	<i>Proechimys goeldii</i>
<i>Holochilus russatus</i>	

Apéndice. Continuación...

<i>Proechimys hyleae</i>	<i>Thalpomys cerradensis</i>
<i>Proechimys kermi</i>	<i>Thalpomys lasiotis</i>
<i>Proechimys leioprinna</i>	<i>Thaptomys nigrita</i>
<i>Proechimys nesiotes</i>	<i>Thaptomys subterraneus</i>
<i>Proechimys oris</i>	<i>Thomasomys collinus</i>
<i>Proechimys riparum</i>	<i>Thomasomys dorsalis</i>
<i>Proechimys roberti</i>	<i>Thomasomys lechei</i>
<i>Proechimys steerei</i>	<i>Thomasomys sublineatus</i>
<i>Pseudoryzomys simplex</i>	<i>Sciurus alphonsei</i>
<i>Rhagomys rufescens</i>	<i>Sciurus garbei</i>
<i>Rhipidomys cearanus</i>	<i>Sciurus ingrami</i>
<i>Rhipidomys macrurus</i>	<i>Sciurus langsdorffii</i>
<i>Rhipidomys maculipes</i>	<i>Sciurus poaiae</i>
<i>Scapteromys grnambiquarae</i>	

MAMÍFEROS DE CHILE

JORGE E. MELLA¹, JAVIER A. SIMONETTI², ANGEL E. SPOTORNO³
Y LUIS C. CONTRERAS⁴

¹*Escuela de Ecología y Paisajismo, Universidad Central de Chile, Santiago;*

²*Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago;* ³ *Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago y*

⁴ *Forestal Salvia, Santiago, Chile*

INTRODUCCIÓN

Chile, ubicado en el extremo sudoccidental del continente americano, y con una superficie continental de 756,096 km², presenta entre sus principales rasgos distintivos su extrema longitud, con 4,300 km de norte a sur (excluyendo el territorio antártico) y estrechez, con cerca de 180 km de ancho medio. Su geomorfología es muy variada, dividiéndose en las siguientes zonas de norte a sur: Norte Grande, Norte Chico, Zona Central y Centro-Sur, Zona Austral y Antártida Chilena. En cada una de estas zonas es posible identificar unidades de relieve similares, aunque pueden existir alteraciones significativas. De oeste a este, dichas unidades son las planicies litorales, cordillera de la Costa, Depresión Intermedia y Cordillera de las Andes.

Con base en la clasificación climática de Köppen, los climas chilenos se pueden clasificar en climas áridos subtropicales, en el Norte Grande y el sector septentrional del Norte Chico, caracterizados por su aridez y ausencia de lluvias. Climas semiáridos subtropicales en el sector meridional del Norte Chico –cálido- y en las planicies patagónicas –frío-, con una estación lluviosa. Los climas templados, muy variados (Valparaíso al extremo austral, desde templados húmedos con verano seco y caluroso hasta húmedo con lluvias todo el año); clima polar (alta cordillera andina y Antártida, con bajísimas temperaturas) y clima tropical lluvioso (Isla de Pascua).

La superficie larga y angosta, variado relieve y climas diversos, determinan una vegetación muy heterogénea, la que se puede clasificar, según Gajardo (1995), en ocho regiones, 21 subregiones y 84 formaciones vegetales. Las ocho subregiones y su superficie relativa son: desierto (22.6%), estepa alto andina (17.1%), matorral y bosque esclerófilo (10.4%), bosque caducifolio (7.5%), bosque laurifolio (3.3%),

bosque andino-patagónico (6.7%), bosque siempreverde y turberas (18.1%) y estepa patagónica (4.1%).

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOOLÓGICO

El conocimiento de la fauna de mamíferos chilenos ha sido sucesivo, crecientemente sofisticado y preciso, pero todavía incompleto. Según el período histórico y la precisión identificatoria de los taxa reconocidos, en este proceso podemos distinguir varias etapas principales: primitiva, colonial, naturalística y científica-moderna.

La etapa primitiva es aquella en que los diferentes pueblos aborígenes del territorio que hoy es Chile, fueron reconociendo las características externas y distinguiendo a una buena parte de los mamíferos que habitaban estas tierras. Este conocimiento podemos recuperarlo hoy en parte a través de los nombres vernaculares que los diferentes pueblos fueron incorporando a sus respectivas lenguas antes de la llegada de los conquistadores españoles. Las revisiones de estos nombres indígenas (e.g. Murphy, 1976; Vuletin, 1960) indican que 50 especies de mamíferos vivientes han recibido un nombre propio en las dos lenguas indígenas principales (39 nombres mapuches y 19 aymara o quechua; cuadro 1). Esta es seguramente una subestimación del verdadero grado de conocimiento que estos indígenas poseían. Casi un tercio de estos nombres indígenas o sus variantes han sido efectivamente recogidos en los actuales nombres científicos propuestos por los mastozoólogos contemporáneos. En esta lista predominan las especies de gran tamaño y con hábitos diurnos.

La larga etapa colonial, que dura casi un siglo y medio, y que comienza con la llegada de los conquistadores españoles, presenta pocos y fragmentarios avances. Sólo unos cuantos nombres aborígenes y españoles acompañados de descripciones superficiales, y en un contexto de relatos costumbristas de la época, son recogidos por tres cronistas españoles (para mayores detalles de este período y del siguiente, véase Hershkovitz, 1987). Uno de estos cronistas fue el chileno Alonso de Ovalle (Ovalle, 1646).

La etapa naturalística comienza con descripciones formales basadas ahora en material concreto, y detallando las características que individualizan cada género y en algunos casos, las respectivas especies. Los primeros nombres binomiales son propuestos por C. Linneo en la primera edición de su *Systema Naturae* en 1758, utilizando diversos especímenes llevados a Europa.

Esta etapa continúa con la obra notable del naturalista chileno Juan Ignacio Molina (1782), quien describe y nombra extensamente la flora y fauna del país. De

Cuadro 1. Nombres vernaculares indígenas de mamíferos chilenos. Se señalan los nombres mapuche y aymara (basado en Murphy, 1976 y Vuletín, 1960) y otras lenguas: qu = quechua; p= pehuenche; d= diaguita; pat= patagónica; yag= yagan; ? = dudoso.

Familia	Taxon	Nombre mapuche	Nombre aymara/quechua	Otro
Camelidae	<i>Lama glama</i>	Hueque	Caura/llama (qu)	
Camelidae	<i>Lama guanicoe</i>	Luan	Huanaco	Leyen(yag)
Camelidae	<i>Lama pacos</i>		Pacú/allpaca (qu)	
Camelidae	<i>Vicugna vicugna</i>		Huari/huicuña(qu)	
Cervidae	<i>Hippocamelus antisensis</i>		Sari/taruca(qu)	Shonen (pat)
Cervidae	<i>Hippocamelus bisulcus</i>	Huamul		
Cervidae	<i>Pudu pudu</i>	Púdu		
Canidae	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	Culpeu		
Canidae	<i>Pseudalopex griseus</i>	Chilla	Atoj(qu)	Yashegaí(p)
Felidae	<i>Onifelis colocolo</i>	Colo-colo	Inchi-pillu?ukuku?	
Felidae	<i>Onifelis guigna</i>	Huiña/cudmu		
Felidae	<i>Puma concolor</i>	Pangui		Haina(p)
Mustelidae	<i>Canepatus chinga</i>	Chingue		D a k a m a (p) (anatuya(d))
Mustelidae	<i>Galictis cuja</i>	Cuya		
Mustelidae	<i>Lontra felina</i>	Chungungo		
Mustelidae	<i>Lontra provocax</i>	Huillín		
Otariidae	<i>Otaria byronia</i>	Lame/urin	Assuka(qu)	
Phocidae	<i>Mirounga leonina</i>	Thopel lame		
Balaenidae	<i>Eubalaena australis</i>	Yéne		

Cuadro 1. Continuación...

Familia	Taxon	Nombre mapuche	Nombre aymara / quechua	Otro
Balaenopteridae	<i>Balaenoptera physalus</i>	Icol / alfahuaro		
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	Kinkicha / nonoymi		
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus eutropia</i>	Kinkicha / nonoymi		
Delphinidae	<i>Delphinus delphis</i>	Cahuel		Cahuelkorro (te)
Physeteridae	<i>Physeter catodon</i>	Espamuel		
Phyllostomidae	<i>Desmodus rotundus</i>	Pihuichen		
Vespertilionidae	<i>Histiotus macrotus</i>	Pinuique		
Vespertilionidae	<i>Histiotus montanus</i>	Pinuique		
Didelphidae	<i>Thylamys elegans</i>	Llaca		
Dasyopodidae	<i>Chaetophractus nationi</i>	Pichi		Quirquincho
Dasyopodidae	<i>Chaetophractus villosus</i>	Pichi		Quirquincho
Dasyopodidae	<i>Zaedyus pichity</i>	Pichi		
Microbiotheridae	<i>Dromiciops gliroides</i>	Congoi-congoi		
Cavidae	<i>Cavia tschudii</i>	Chahall		Cui / jowi
Ctenomyidae	<i>Ctenomys maulinus</i>	Yamka		Tuco-tuco (qu)
Ctenomyidae	<i>Ctenomys opimus</i>			
Ctenomyidae	<i>Ctenomys fulvus</i>	Tacorro		
Chinchillidae	<i>Chinchilla brevicaudata</i>	Chinchilla		
Chinchillidae	<i>Chinchilla lanigera</i>	Chinchilla?		
Chinchillidae	<i>Lagidium peruanum</i>	Wiscacha		
Chinchillidae	<i>Lagidium viscacia</i>	Pilquin		Viskacha

Cuadro 1. Continuación...

Familia	Taxon	Nombre mapuche	Nombre aymara/quechua	Otro
Chinchillidae	<i>Lagidium wolffsohni</i>	Truwi		
Muridae	<i>Abrothrix olivaceus</i>			Laucha?
Muridae	<i>Andinomys edax</i>	Chojchorito(qu)		
Muridae	<i>Aukimomys boliviensis</i>			Achaku?
Muridae	<i>Geoxus valdivianus</i>			Yamca?
Muridae	<i>Phyllotis darwini</i>	Borí		
Myocastoridae	<i>Myocastor coypus</i>	Coipu/luu	Qhuylli	
Octodontidae	<i>Aconaemys fuscus</i>	Tunduco		
Octodontidae	<i>Octodon degus</i>	Degu/guarénhua		
Octodontidae	<i>Octodontomys gliroides</i>	Soco	Chochóris	
Octodontidae	<i>Spalacopus cyanus</i>	Cururo/cuyéta		

las 27 descripciones de mamíferos incluídas en su magnífica obra, más de la mitad de los nombres propuestos (14 especies) son válidos actualmente (Wilson y Reeder, 1993). El siguiente grupo de descripciones naturalísticas proviene de numerosos y sucesivos viajeros europeos que colectaron especímenes que fueron descritos en los años subsiguientes por los encargados de los diferentes museos europeos. Entre otros, pueden mencionarse las colecciones de H. Cumíng y P.P. King (material descrito por E.T. Bennett), T. Bridges, E. Poeppig, J.J. Tschudii, R.O. Cunningham, C.H. Townsend, J.A. Wolffsohn, y particularmente Charles R. Darwin. El material colectado durante el viaje del Beagle es intensamente estudiado por G.R. Waterhouse en Inglaterra (véase Osgood 1943 para un análisis crítico); los nombres de 14 de estos mamíferos chilenos descritos por este estudioso inglés son aceptados hoy como válidos (Jaksic y Lazo, 1994). Muchos otros nombres propuestos paralelamente por diferentes autores nutren la abundante sinonimia de numerosos taxa chilenos.

En este grupo de trabajos naturalistas sobresalen, tanto por sus nuevas colectas como por sus descripciones y abundantes propuestas de nuevos taxa, los trabajos de C. Gay y sus asociados franceses (Gay, 1848), y los de R.A. y F. Philippi. La "Historia Física y Política de Chile" de Gay es importante también por su valor como recopilación del conjunto de la flora y fauna chilenas; incluye 66 especies de mamíferos, considerando siete domesticadas y dos extintas, además de varias especies introducidas.

Rodulfo A. Philippi, un alemán avecindado en Chile, realizó abundantes colectas y publicó 36 trabajos en mamíferos; notable es su obra sobre los Muroidea. Su hijo Federico produjo seis estudios de mamíferos (para una lista casi completa de estas referencias, véase Osgood, 1943; Wolffsohn, 1913). Los especímenes colectados por ambos forman la base de la primera colección estable de mamíferos chilenos, que se conserva hoy en el Museo Nacional de Historia Natural en Santiago (para el listado de colecciones chilenas, véase Genoways y Schlitter, 1981; Péfaur, 1987; Yáñez, 1982).

La época moderna comienza con el trabajo del norteamericano W.H. Osgood, basado en las varias expediciones y colectas del Field Museum of Natural History, de Chicago, Illinois. Se trata de uno de los biólogos más prestigiosos de su tiempo, quien analizó con criterio científico el abundante material reunido. De hecho, con 1,660 especímenes bien documentados, esa colección es probablemente la mayor del mundo fuera del país en cuanto a mamíferos chilenos, por su diversidad taxonómica y su amplia representación geográfica (Patterson y Feigl, 1987). El libro de Osgood (1943), por el análisis crítico de caracteres, principalmente en

pieles y cráneos, y de la distribución geográfica de las especies, que le permitió descartar muchas nominales, constituyó un hito importante en la historia de la teriología latinoamericana. Es probablemente uno de los primeros tratados modernos de la fauna completa de mamíferos de un país sudamericano. Por otra parte, esta obra señala claramente el agotamiento de la parte sustantiva del trabajo descriptor de especies o subespecies nuevas.

La obra sistemática y taxonómica de Osgood proporcionó un marco sólido de referencia obligada para los estudios más particulares que se desarrollarán en las siguientes décadas. También facilitó la elaboración de catálogos (Cabrera, 1957; Tamayo y Frassinetti, 1980), listados faunísticos (Tamayo *et al.*, 1987) y obras de divulgación para el grueso público (Campos, 1996; Housse, 1953; Miller y Rottmann, 1976).

Los trabajos del zoológico chileno G. Mann predominaron durante las siguientes décadas de la teriología chilena. Sus trabajos comienzan incluso antes de la publicación de Osgood (Mann, 1940). Aunque muchos de los nombres propuestos por él han engrosado las sinonimias en revisiones más modernas, sus trabajos de campo y de laboratorio, basados en especímenes capturados en expediciones a lugares remotos de Chile (e.g., Mann, 1945) están llenos de datos biológicos valiosos. Su obra mayor (Mann, 1978) fue publicada en forma póstuma por la Universidad de Concepción, donde permanece parte de su colección.

La producción de trabajos especializados sobre alguna especie o grupo de especies será la norma hasta nuestros días, exceptuando recopilaciones y actualizaciones, como las del cono Sur de Sudamérica (Redford y Eisenberg, 1992), del país (Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000), de regiones del país (Cortés *et al.*, 1995; Mella, 1999; Spotorno *et al.*, 1998b), de mamíferos marinos (Sielfield, 1983), la clave de cráneos de marsupiales y roedores (Reise, 1973) y algunos libros especializados (Jaksic, 1997). En esta época comienzan los trabajos evolutivos sobre mamíferos chilenos del biólogo argentino O.A. Reig (ver Spotorno, 1995). En la década siguiente, empiezan a aparecer los trabajos de una nueva generación de naturalistas modernos, cuya primera expresión está reflejada en los trabajos presentados en 1977 al Simposio de Biología de Vertebrados (Veloso *et al.*, 1979) y en el Primer Encuentro Nacional de Mastozoólogos realizado en 1980, donde se da a conocer el estado del conocimiento sobre la mastofauna chilena en tópicos como colecciones, taxonomía, ecología, parasitología, fisiología, conducta y conservación, entre otros (Frassinetti y Yáñez, 1982). Esta generación se ha expandido notablemente en estas últimas dos décadas, como puede apreciarse en los libros generales de biodiversidad de Chile (Simonetti *et al.*, 1995), de ecología de vertebrados (Jaksic, 1997) y el ya

nombrado sobre mamíferos de Chile (Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000). Para una lista de publicaciones sobre mamíferos chilenos, véase además Osgood (1943), Péfaur y Cáceres (1976) y Rau y Kennedy (1981).

DIVERSIDAD DE ESPECIES

Actualmente, excluyendo a las especies introducidas, en Chile se reconocen 155 especies de mamíferos, repartidos en 9 órdenes, 28 familias y 85 géneros. De este total, 49 son especies marinas (cetáceos y pinípedos) y 106 son terrestres, las que se dividen en 8 órdenes, 20 familias y 55 géneros (Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000; Redford y Eisenberg, 1992). En esta revisión se considerarán solamente a los mamíferos terrestres Sielfield (1983) y Torres *et al.* (1979) resumen la diversidad y estado de los mamíferos marinos.

De las 106 especies terrestres, 17 son endémicas de Chile y el resto son especies nativas compartidas principalmente con Argentina, Bolivia y Perú. En relación al total de los vertebrados terrestres chilenos, los mamíferos (incluyendo 16 especies introducidas) representan un 16.5%, siendo las aves el grupo dominante numéricamente, con 470 especies (63.8%), los reptiles con 100 especies (13.6%) y los anfibios (6.1%), con 45 especies (Araya y Bernal, 1995; Formas, 1995; Veloso y Navarro, 1988; Veloso *et al.*, 1995; SAG, 1998).

Los roedores son el orden de mayor riqueza (65 especies, 61.3%). La riqueza de roedores cuadruplica al segundo orden en importancia, los carnívoros, que cuenta con 15 especies (14.1%), seguido de los quirópteros y artiodáctilos (Fig. 1). Los cuatro órdenes restantes están escasamente representados, variando entre una (Paucituberculata, Microbiotheria), dos (Didelphimorphia) y tres especies (Xenarthra). Esta composición taxonómica se aleja de la composición de la mastofauna sudamericana, ya que por ejemplo, Rodentia aparece sobrerrepresentado y el Orden Chiroptera se encuentra subrepresentado en Chile (Contreras, 2000a).

Incluyendo a 16 especies introducidas, el total de mamíferos chilenos corresponde a 171 especies, divididas en 11 órdenes, 34 familias y 100 géneros. Las especies terrestres suman 122, las que se dividen en 10 órdenes, 26 familias y 70 géneros. De las 16 especies introducidas, los artiodáctilos son seis especies, seguidos de los roedores (cinco especies), carnívoros y lagomorfos (dos especies cada uno) y perisodáctilos, con una especie (Fig. 1).

La mayoría de los géneros están representados por pocas especies, siendo el orden Rodentia el más diversificado; *Ctenomys* tiene seis especies, *Abrothrix* y *Phyllotis*, cinco, y *Octodon* y *Abrothrix*, cuatro. En contraste, algunos de los taxa más

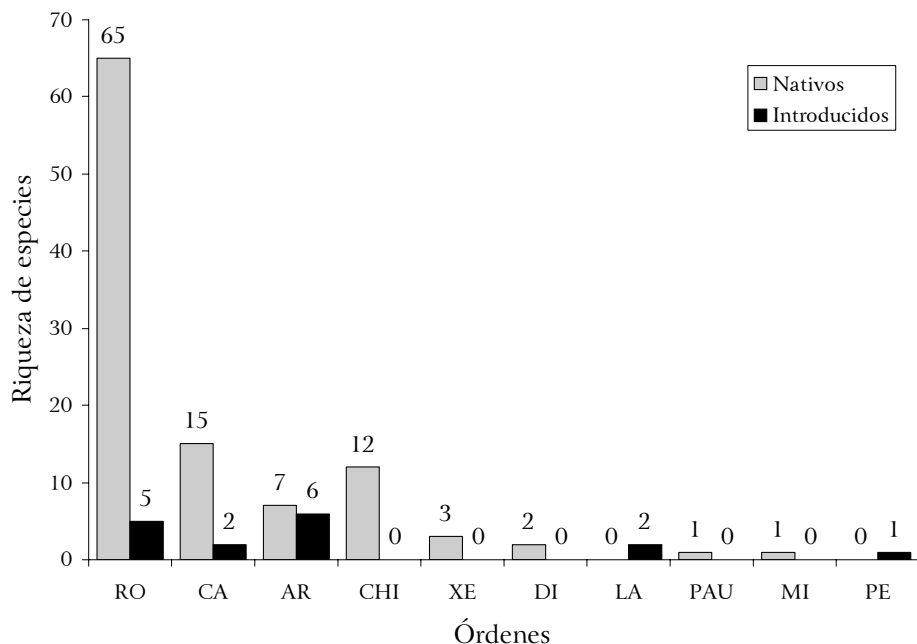


Figura 1. Distribución de frecuencia de los órdenes de mamíferos terrestres de Chile según su riqueza específica (modificado de Mella, 1994). Abreviaturas: RO = Rodentia; CA = Carnivora; AR = Artiodactyla; CHI = Chiroptera; XE = Xenarthra; DI = Didelphimorphia; LA = Lagomorpha; PAU = Paucituberculata; MI = Microbiotheria; PE = Perissodactyla.

exclusivos son monotípicos como la comadreja trompuda (*Rhyncholestes raphanurus*), especie endémica de Chile y único representante de la familia Caenolestidae y del orden Paucituberculata presente en Chile, y el monito del monte (*Dromiciops gliroides*), especie endémica y con distribución marginal en Argentina, único representante viviente de la familia Microbiotheriidae y del orden Microbiotheria, y que presenta claras afinidades con los marsupiales australianos (Palma y Spotorno, 1999; Spotorno *et al.*, 1997).

Aún en el caso de los vertebrados, el grupo mejor conocido de la fauna chilena (Simonetti y Rivera, en prensa), y en especial de los mamíferos (Rivera, 1997), la descripción de nuevos registros y nuevas especies para la biota chilena es relativa-

mente constante. En el extremo norte, recientemente se registró la presencia del murciélago de nariz larga (*Platalina genovensium*, Galaz *et al.*, 1999), y se han descrito al menos dos nuevas especies para la ciencia: el roedor *Loxodontomys pikumche* (Spotorno *et al.*, 1998a) y un nuevo género, el roedor *Pearsonomys annectens* (Patterson 1992). Para un análisis de la descripción de nuevos taxa, véase Rivera (1997) y Patterson (2000).

Endemismos

De las 17 especies endémicas de Chile, una es marsupial, 15 son roedores y una es un cánido (cuadro 2). La comadreja trompuda (*Rhyncholestes raphanurus*), es un marsupial restringido al sur de Chile, desde el nivel del mar hasta los 1,135 msnm, de preferencia en bosques hidrófilos templados. Es principalmente nocturno, y parece presentar sopor facultativo (Muñoz-Pedreros y Palma, 2000).

En cuanto a los roedores, recientemente se han descrito *L. pikumche*, de la zona precordillerana de Chile central, que habita en planicies con vegetación arbustiva espinosa baja, y con bajas densidades poblacionales (Spotorno *et al.*, 1998a) y *P. annectens*, que tiene una distribución muy restringida en la provincia de Valdivia, en la zona sur del país, en ambientes de bosque higrófilo templado, y de hábitos fosoriales (Patterson, 1992).

Algunos de los roedores endémicos se encuentran exclusivamente en islas del sur de Chile, como *Octodon pacificus*, en la isla Mocha (Hutterer, 1994); *Akodon hersbkovitzii*, en islas del Cabo de Hornos, en el extremo sur (Patterson *et al.*, 1984) y *A. markhami*, en la isla Wellington, en la zona de los canales patagónicos (Pine, 1973). En contraste, en Chile continental, la mayoría de los roedores endémicos se encuentra en la zona central, como *Phyllotis darwini*, *Euneomys noei*, *Chinchilla lanigera*, *Octodon degus*, *O. lunatus*, *Spalacopus cyanus*, *Abrocoma bennetti* y *L. pikumche* (Contreras, 2000a; Mella, 1994; Simonetti, 1999).

El único megamamífero endémico de Chile es el zorro de Chiloé (*Pseudalopex fulvipes*), el cánido más pequeño de Chile, que se encuentra sólo en la isla de Chiloé y en algunas zonas continentales del sur del país. Se encuentra en bosques templados, secundariamente en sus márgenes costeros, lejos de la presencia humana y en áreas pantanosas de baja altura (Jaksic *et al.*, 1990; Jiménez *et al.*, 1990; Medel *et al.*, 1990).

Considerando más bien límites biológicos que políticos, a las 17 especies antes mencionadas debieran agregarse otras especies esencialmente presentes en Chile y con distribución sólo marginal en países limítrofes (principalmente Argentina), como el marsupial *D. gliroides*, los murciélagos *Myotis chiloensis* y *M. atacamensis* y los roedores

Cuadro 2. Mamíferos terrestres endémicos de Chile. Nd = no definido; Ic = inadecuadamente conocido. Con un asterisco (*) se señalan especies que pueden ser cazadas con algunas restricciones de cuota y de época (tomado de Contreras, 2000a; Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000; Redford y Eisenberg, 1992 y SAG, 1998).

Especie	Nombre común	Orden	Estado de conservación
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	Comadreja trompuda	Paucituberculata	En peligro
<i>Phyllotis darwini</i>	Lauchón orejado	Rodentia	*
<i>Phyllotis osgoodi</i>	Lauchón orejado de Osgood	Rodentia	Nd
<i>Chelomys megalonyx</i>	Rata topo del matorral	Rodentia	En peligro
<i>Euneomys noei</i>	Ratón sedoso de Noe	Rodentia	Nd
<i>Chinchilla lanigera</i>	Chinchilla de cola larga	Rodentia	En peligro
<i>Octodon degus</i>	Degú	Rodentia	*
<i>Octodon lunatus</i>	Degú costino	Rodentia	Vulnerable
<i>Octodon pacificus</i>	Degú del Pacífico	Rodentia	Nd
<i>Spalacopus cyanus</i>	Cururo	Rodentia	En peligro
<i>Abrocoma bennetti</i>	Ratón chinchilla	Rodentia	Ic
<i>Ctenomys coihaiquensis</i>	Tuco-tuco de Coyhaique	Rodentia	Nd
<i>Akodon markhami</i>	Laucha de Markham	Rodentia	Nd
<i>Akodon hershkovitzi</i>	Laucha de Hershkovitz	Rodentia	Nd
<i>Pearsonomys annectens</i>	Ratón de Pearson	Rodentia	Nd
<i>Loxodontomys pikumche</i>	Pericote picunche	Rodentia	Nd
<i>Pseudalopex fulvipes</i>	Zorro de Chiloé	Carnivora	Vulnerable

Oligoryzomys magellanicus, *Abrothrix sanborni*, *Geoxus valdivianus*, *Octodon bridgesi*, *Aconaemys fuscus* y *Ctenomys maulinus* (Contreras, 1999, 2000a; Muñoz-Pedreros, 2000).

Endemismo de subespecies

Como una medida de la variabilidad genética, se podrían considerar las subespecies de mamíferos presentes en Chile, de modo de cuantificar tanto la variabilidad como la unicidad de niveles infraespecíficos. Excluyendo a las especies introducidas, de las 107 especies terrestres, 51 (47.7%) poseen subespecies presentes en Chile, y de ellas, 20 poseen al menos una subespecie endémica de Chile (cuadro 3).

Cuadro 3. Número de especies de mamíferos terrestres en Chile, con sus subespecies. NE = Número de especies, NSPCh = Número de subespecies presentes en Chile (por especie); NESECh = Número de especies con subespecies endémicas de Chile; NTSECh = Número total de subespecies endémicas de Chile .

	NE	NSPCh	NESECh	NTSECh
	55	0	—	—
	21	1	0	0
	13	2	6	9
	9	3	6	12
	5	4	4	8
	2	5	2	5
	1	6	1	1
	0	7	0	0
	1	8	1	3
TOTAL	122	36	20	38

Como algunas especies poseen más de una subespecie, incluso hasta ocho subespecies como *Phyllotis darwini*, el número total de subespecies endémicas de Chile alcanza a 38 (cuadro 3), lo que representa un 32.2% del total de subespecies (118). De las 21 especies que poseen una sola subespecie, ninguna de éstas es endémica de Chile, mientras que de las 13 especies con dos subespecies, seis presentan subespecies endémicas (cuadro 3).

Masa corporal

La mayoría de las especies de mamíferos terrestres (48.4%) son de pequeño tamaño (de 11 a 100 g) e incluyen principalmente roedores (46 especies) y algunos murciélagos y marsupiales (Fig. 2). Las especies más pequeñas (menores a 10 g) son quirópteros, incluyendo sólo a tres especies (2.4% de la mastofauna terrestre). Las 15 especies de tamaño intermedio (entre 100 a 1,000 g), representan el 12.3% de la mastofauna y corresponden sólo a roedores. Los mamíferos mayores a 1 kg (megamamíferos) están representados por 29 especies (23.7%), e incluyen principalmente carnívoros (15 especies), artiodáctilos y algunos roedores (Fig. 2). Esta distribución heterogénea de tamaños corporales podría corresponder a sesgos

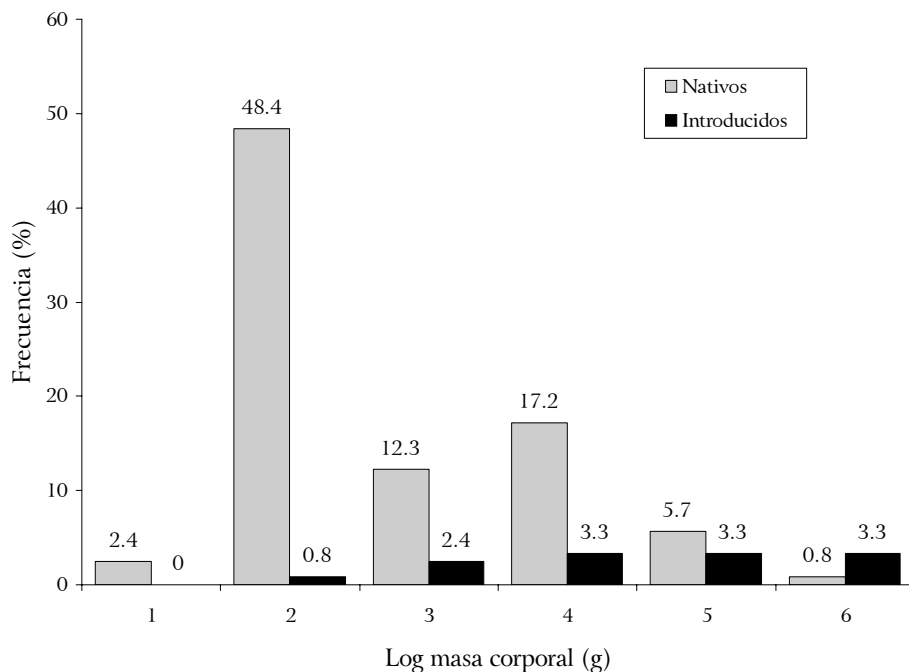


Figura 2. Distribución de frecuencia de las especies de mamíferos terrestres de Chile según su tamaño corporal (modificado de Mella, 1994). 1 = 1-10 g; 2 = 11-100 g; 3 = 101-1,000 g; 4 = 1-10 kg; 5 = 10.1-100 kg; 6 > 100 kg.

contra la riqueza de especies de tamaños corporales pequeños respecto a las especies grandes (Simonetti y Rivera, en prensa). Si bien las especies de tamaño pequeño son más frecuentes a medida que se describen nuevas especies, la distribución de tamaños se correspondería a un fenómeno biológico más que metodológico (Rivera, 1997).

En cuanto a las especies introducidas, 12 especies son de tamaño mayor a 1 kg e incluyen seis artidáctilos, dos lagomorfos, dos carnívoros, un perissodáctilo y un roedor (el castor, Fig. 2). Las restantes cuatro especies son de tamaño menor a 1 kg, y corresponden a roedores (Fig. 2).

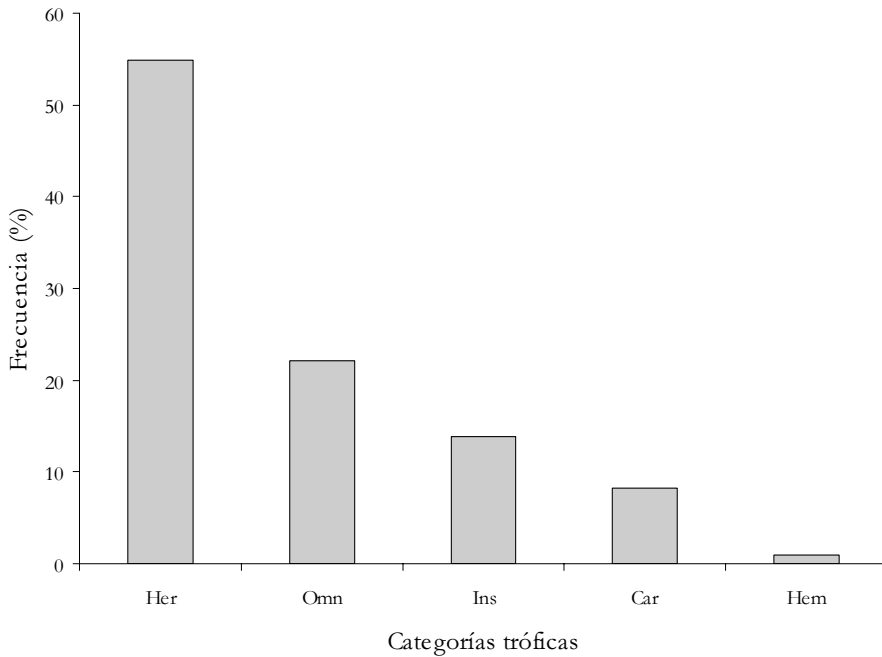


Figura 3. Distribución de frecuencia de las especies de mamíferos terrestres de Chile según su categoría trófica (modificado de Mella, 1994). HER: Herbívoros; OMN: Omnívoros; INS: Insectívoros; CAR: Carnívoros; HEM: Hematófagos.

Categorías tróficas

Incluyendo a las especies introducidas, la mayor proporción de los mamíferos son herbívoros (67 especies, 54.9%), la mayoría de ellos son roedores (50 especies), seguidos de artiodáctilos y lagomorfos (Fig. 3). Le siguen en número de especies los omnívoros (27 especies, 22.1%), que incluyen roedores, marsupiales, edentados, algunos carnívoros y el jabalí (*Sus scrofa*; introducido). El grupo de los insectívoros incluye 17 especies (13.9%), representados por quirópteros y marsupiales, seguido por los carnívoros, con 10 especies (8.2%). Finalmente, en Chile existe sólo una especie de mamífero hematófago, y corresponde al piuchén o vampiro (*Desmodus rotundus*, Fig. 3).

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

En relación a la biogeografía de los mamíferos terrestres chilenos no voladores, existe una variación no azarosa de la riqueza de especies en distintas zonas del país (Contreras, 2000a), denotándose al menos cuatro patrones básicos:

1. Las áreas con menor riqueza de especies (S) son el desierto de Atacama ($S < 9$) y los bosques lluviosos templados costeros del extremo sur ($S < 12$).
2. Las áreas de mayor riqueza (entre 21 a 27 especies) se encuentran en el altiplano del extremo norte y las de influencia patagónica del sur (como el alto Bío-Bío, Coihayque y Torres del Paine).
3. El área con baja riqueza del desierto se prolonga más hacia el sur en el interior que en la costa.
4. La riqueza de especies aumenta de oeste a este en el norte y sur, y de este a oeste en Chile central mediterráneo árido.

Por otra parte, la mastofauna no se encuentra homogéneamente distribuida en estas áreas, y la similitud faunística es baja. En base a un análisis de agrupamiento de 26 áreas geográficas, existen grandes grupos de afinidad en cuanto a la composición de su mastofauna (Contreras, 2000a):

1. La fauna del altiplano de la I región forma por sí sola un nodo bastante distinto del resto.
2. El segundo grupo incluye las áreas del extremo sur del país, básicamente de zonas patagónicas.
3. El tercer agrupamiento incluye al desierto de Atacama y áreas andinas del norte, muy similares a áreas andinas del centro.
4. El cuarto grupo incluye zonas mediterráneas del centro y los bosques templados del sur.

Al menos 34 especies presentan una distribución geográfica limitada, de las cuales 21 son especialistas de hábitat (como los endémicos *Phyllotis osgoodi*, *Chinchilla lanigera*, *O. degus*, *O. lunatus*, *Abrocoma bennetti*, *Rhyncholestes raphanurus* y *Pseudalopex fulvipes*) y 12 son generalistas de hábitat, como *Spalacopus cyanus* y *Akodon herbkovitszi* (Cofré y Marquet, 1999). La distribución anterior determina que la mayor riqueza de especies se encuentra en las zonas extremas del norte y sur, aunque las pocas especies endémicas se localizan preferentemente en el centro del país (Contreras, 2000a; Mella, 1994; Simonetti, 1999).

No obstante haberse alcanzado un adecuado conocimiento de los patrones de distribución de los mamíferos chilenos (véase Contreras, 2000a), aún son frecuentes los hallazgos de especies en nuevas localidades, ampliándose los rangos de distribución, como las ampliaciones septentrionales en más de 200 km de los roedores *Irenomys tarsalis*, *Geoxus valdivianus* y del marsupial *Dromiciops gliroides* (Saavedra y Simonetti, 2000, 2001), e incluso de especies de talla mayor, como el carnívoro *Oncifelis geoffroyi* (Quintana y Muñoz-Pedreros, 1989). Asimismo, existen controversias sobre las posibles migraciones y poblamiento de Chile central desde el Pleistoceno, y con ello, sobre la estructuración de la mastofauna chilena (e.g., Caviedes e Iriarte; 1989; Contreras, 1990; Marquet, 1989; Meserve y Kelt, 1990). Por otra parte, la actual distribución de los mamíferos chilenos también refleja extinciones locales ocurridas durante el Holoceno, producto de la intervención de pobladores prehispánicos (Miller, 1980; Simonetti, 1994; Simonetti y Saavedra, 1998). Todos estos factores deberán ponderarse adecuadamente para obtener un panorama más refinado de la biogeografía de los mamíferos chilenos (Contreras, 2000a).

CONSERVACIÓN

Especies amenazadas

Cuarenta y ocho especies (39.3%) de mamíferos terrestres tienen problemas de conservación (SAG, 1998; cuadro 4), lo que representa un porcentaje intermedio para los vertebrados chilenos, ya que el 100% de los anfibios y reptiles se consideran amenazados, y sólo el 15% de las aves están catalogadas con problemas de conservación (SAG, 1998; véase Glade, 1988 para una evaluación anterior). De las 48 especies amenazadas, 17 se encuentran en peligro, 11 son vulnerables, 12 especies son raras y 8 especies se consideran inadecuadamente conocidas (cuadro 4). Aún cuando existen extinciones locales, no existen especies de mamíferos consideradas extintas pero si una subespecie de roedor insular, *Ctenomys magellanicus dicki* (Glade, 1988). Entre las extinciones locales se cuentan las poblaciones más nortenas de ambas especies de *Chinchilla* y las poblaciones del centro y sur del país de *Lontra provocax*, *Lama guanicoe* e *Hippocamelus bisulcus* (Glade, 1988).

De las 17 especies endémicas de Chile, siete se consideran amenazadas, mientras que sólo dos serían tan abundantes que pueden ser cazadas (los roedores *O. degus* y *P. darwini*; cuadro 2, SAG, 1998). De las siete especies endémicas amenazadas, cuatro se consideran en peligro (*R. raphanurus*, *C. megalonyx*, *S. cyanus* y

Cuadro 4. Mamíferos terrestres chilenos amenazados por región del país: P = En Peligro de Extinción; V = Vulnerable; R = Rara; I = Inadecuadamente conocido (SAG, 1998).

Especie	Nombre común	ESTADO DE CONSERVACIÓN			
		Norte	Centro	Sur	Austral
DIDELPHIMORPHIA					
<i>Thylamys elegans</i>	Yaca	R	R		
PAUCITUBERCULATA					
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	Comadreja trompuda			P	
MICROBIOTHERIA					
<i>Dromiciops gliroides</i>	Monito del monte			R	
XENARTHRA					
<i>Chaetophractus nationi</i>	Quirquincho de la puna	P			
<i>Chaetophractus villosus</i>	Peludo				R
<i>Zaedyus pichiy</i>	Piche			R	V
CHIROPTERA					
<i>Desmodus rotundus</i>	Vampiro ó Piuchén	R	R		
CARNIVORA					
<i>Puma concolor</i>	Puma	P	P	V	V
<i>Oncifelis colocolo</i>	Gato colocolo	P	P	P	P
<i>Oncifelis guigna</i>	Guiña		P	P	P
<i>Oncifelis geoffroyi</i>	Gato de Geoffroy			P	P
<i>Oreailurus jacobita</i>	Gato montés andino	R			
<i>Pseudalopex culpaeus</i>	Zorro culpeo o rojo	I	I	I	P
<i>Pseudalopex griseus</i>	Zorro chilla o gris	I	I	I	I
<i>Pseudalopex fulvipes</i>	Zorro de Chiloé			V	
<i>Conepatus chinga</i>	Chingue		R		
<i>Galictis cuja</i>	Quique	V	V	V	V
<i>Lyncodon patagonicus</i>	Huroncito patagónico			R	R
ARTIODACTYLA					
<i>Hippocamelus bisulcus</i>	Huemul			P	P

Cuadro 4. Continuación...

Especie	Nombre común	ESTADO DE CONSERVACIÓN			
		Norte	Centro	Sur	Austral
<i>Hippocamelus antisensis</i>	Taruca	V			
<i>Pudu pudu</i>	Pudú	V	V	V	
<i>Lama guanicoe</i>	Guanaco	P	P	P	V
<i>Vicugna vicugna</i>	Vicuña	P			
RODENTIA					
<i>Cavia tschudi</i>	Cuy peruano	R			
<i>Galea musteloides</i>	Cuy serrano	R			
<i>Microcavia australis</i>	Cuy de la Patagonia				R
<i>Ctenomys magellanicus</i>	Tuco-tuco de Magallanes				P
<i>Ctenomys fulvus</i>	Tuco-tuco de Atacama	V			
<i>Ctenomys robustus</i>	Tuco-tuco del tamarugal	V			
<i>Chinchilla lanigera</i>	Chinchilla costina	P	P		
<i>Chinchilla brevicaudata</i>	Chinchilla de cola corta	P			
<i>Lagidium viscacia</i>	Vizcacha	P	P	P	
<i>Lagidium wolffsohni</i>	Vizcacha austral				V
<i>Myocastor coypus</i>	Coipo	V	V		V
<i>Abrocoma bennetti</i>	Ratón chinchilla común		I	I	
<i>Abrocoma cinerea</i>	Chinchilla de cola corta	I			
<i>Octodon bridgesi</i>	Degú de los matorrales		V		
<i>Octodon lunatus</i>	Degú costino		V		
<i>Spalacopus cyanus</i>	Cururo		P		
<i>Abrothrix longipilis</i>	Ratón lanudo común	I	I	I	I
<i>Auliscomys sublimis</i>	Ratón de la puna	I			
<i>Chelemys delfini</i>	Ratón topo de Magallanes				R
<i>Chelemys megalomys</i>	Ratón topo del matorral		P		
<i>Chinchillula sahamae</i>	Chinchillón	P			
<i>Euoneomys chinchilloides</i>	Ratón sedoso chinchilloide				I
<i>Euoneomys mordax</i>	Ratón sedoso nortino		I		
<i>Euoneomys petersoni</i>	Ratón sedoso de Peterson			I	
<i>Geoxus valdivianus</i>	Ratón topo chico			R	

C. lanigera), dos se consideran como vulnerables (*O. lunatus* y *P. fulvipes*) y una se considera inadecuadamente conocida (*A. bennetti*, cuadro 2).

De acuerdo a Ley de Caza vigente en Chile, se distinguen cuatro zonas geográficas en el país: zona norte, central, sur y austral. El estado de conservación de las especies que habitan estas zonas es asignado en forma independiente (SAG, 1998). De este modo, hay especies que pueden estar catalogadas en diferentes estados de conservación, dependiendo de dónde se encuentren. Por ejemplo, *Pseudalopex culpaeus*, es catalogada como en peligro de extinción en la zona austral pero inadecuadamente conocida en el resto del país (Glade, 1988; SAG, 1998).

La mayoría de las especies amenazadas se encuentra en las regiones extremas del norte y sur del país, concordante con la mayor riqueza de especies de mamíferos, pero en clara oposición al patrón de endemismo, concentrado en la zona central del país, que es a la vez la región de mayor alteración antrópica (Mella, 1994; Simonetti y Mella, 1997; Simonetti, 1999).

Las categorías empleadas para determinar el estado de conservación de la mastofauna chilena no han sido actualizadas, por lo que se basan en opiniones de expertos y no necesariamente en un análisis de los tamaños poblacionales, distribución geográfica o sus tendencias (Contreras y Yáñez, 1995; Simonetti, 2000). No obstante, existe una buena correlación entre el estado otorgado por los expertos y la sensibilidad de las especies de mamíferos a los cambios ambientales, basados en atributos de historias de vida, lo cual refuerza la opinión de que una fracción sustantiva de los mamíferos chilenos están severamente amenazados (Vásquez y Simonetti, 1999). Esto implica que la fauna chilena está, comparativamente, entre las más amenazadas de Latinoamérica (cf. Ceballos y Brown, 1995).

La prioridad de conservación para 82 mamíferos terrestres chilenos no voladores, ha sido establecida mediante un índice basado en criterios ecológicos, biogeográficos y taxonómicos, número de ecorregiones donde la especie está presente, distribución geográfica, abundancia local, endemismo, singularidad taxonómica, tamaño corporal, representación en áreas protegidas (Cofré y Marquet, 1999). De estas, 49 especies (60%) tiene prioridad para conservación, la mayoría de las cuales son especialistas de hábitat, están poco representadas en áreas protegidas y poseen distribución geográfica restringida. De las 49 especies prioritarias, 16 son consideradas frágiles y 33 se catalogan como amenazadas. Las restantes 33 especies se consideran como de prioridad no inmediata de conservación (Cofré y Marquet, 1999). Los roedores tienen índices de prioridad significativamente menores que los artiodáctilos, los omnívoros tienen índices menores que los herbívoros, carnívoros

e insectívoros, y las especies de mayor tamaño están más amenazadas que las especies de tamaño corporal pequeño (Cofré y Marquet, 1999).

Amenazas

Pérdida y modificaciones de hábitat

Para un subconjunto de 28 especies con problemas de conservación, la destrucción de hábitat es una causa principal, secundaria o más probable de amenaza en 18 casos (Miller *et al.*, 1983). Por otra parte, la sustitución de bosques nativos por plantaciones de árboles exóticos (como *Pinus radiata*), así como la aplicación de insecticidas y rodenticidas, es otra causa de pérdida de especies, ya que la riqueza, abundancia y diversidad de micromamíferos puede ser menor en plantaciones que en bosques nativos (Muñoz-Pedrerros y Murúa, 1989). Además, el reemplazo de bosques nativos amenaza seriamente a mamíferos especialistas de bosques, como *Oncifelis guigna* (Acosta, 2001).

Explotación legal e ilegal de mamíferos silvestres

La fauna de mamíferos ha sido explotada desde tiempos prehispánicos, afectando la sobrevivencia de numerosas especies (Miller, 1980). Entre las especies más utilizadas para exportación de pieles se encuentran las dos chinchillas (*Chinchilla brevicandata* y *C. lanigera*), las dos especies de nutrias (*Lontra provocax* y *L. felina*) y tres especies (*Pseudalopex culpaeus*, *P. griseus* y *P. fulvipes*) de zorros (cuadro 5; Iriarte y Jaksic, 1986; Iriarte *et al.*, 1997). Entre las especies más cazadas para consumo interno se encuentran dos especies de camélidos, el guanaco (*Lama guanicoe*) y la vicuña (*Vicugna vicugna*), las dos especies de huemules (*Hippocamelus antisensis* y *H. bisulcus*), dos especies de caviomorfos: la viscacha (*Lagidium viscacia*) y el coipo (*Myocastor coypus*), y el pudú (*Pudu puda*; Miller *et al.*, 1983).

Entre 1910 y 1984, exceptuando a *Chinchilla* spp, los mayores volúmenes de explotación de especies nativas corresponden a la exportación de 315,659 pieles de *Pseudalopex* spp, 38,263 de *Lontra* spp, 38,417 de *Myocastor coypus* y 35,000 de *Lama guanicoe* (Iriarte y Jaksic, 1986). En estos 75 años de exportaciones de mamíferos silvestres, es evidente un paulatino decrecimiento en sus volúmenes desde un nivel máximo en el período 1925-1929, con 910,000 especímenes exportados, hasta el período 1980-1984, en que sólo fueron exportados legalmente 37,000 especímenes (principalmente pieles). Esto refleja tanto un agotamiento de los recursos, un cambio en los mercados y la aplicación de una nueva y más rigurosa Ley de Caza (Iriarte, 2000).

Cuadro 5. Número de ejemplares y pieles de mamíferos nativos exportados legalmente desde Chile entre 1985-1995 (modificado de Iriarte, 2000).

Especie	TOTAL
<i>Thylamys elegans</i> (Yaca)	525
Roedores múridos	4,729
<i>Chinchilla</i> spp (Chinchillas)	8,096
<i>Octodon degus</i> (degú)	508
<i>Pudu puda</i> (Pudú)	42
<i>Lama pacos</i> (Alpaca)	2,148
<i>Lama glama</i> (Llama)	198
<i>Lama vicugna</i> (Vicuña)	100
Camélidos no identificados	295
<i>Pseudalopex</i> spp (Zorros)	3,696
TOTAL	20,337

Un claro ejemplo de la magnitud y efectos de la explotación lo representan las *Chinchilla* silvestres. Registros incompletos indican que no menos de 7,000,000 de pieles de *Chinchilla brevicaudata* y (principalmente) *Chinchilla lanigera* fueron exportadas desde Chile entre 1840 y 1916 (Miller 1980; Miller *et al.*, 1983). Entre 1916 a 1984, se exportaron 10,885 especímenes, de los cuales 1,163 eran ejemplares vivos (Iriarte y Jaksic, 1986). Entre 1984 a 1993 se exportaron 5,965 pieles de ejemplares de cautiverio, por lo que este último período de exportación no tiene impacto sobre las poblaciones silvestres (Iriarte *et al.*, 1997). Actualmente, la especie endémica (*C. lanigera*) se encuentra restringida a pequeñas poblaciones en la III y IV Regiones (Iriarte *et al.*, 1997; Jiménez, 1996), considerándose en peligro de extinción (Glade, 1988; SAG, 1998).

Introducción de especies

En Chile existen 24 especies de vertebrados terrestres invasores, de las cuales 20 han sido introducidas intencionalmente (Jaksic, 1998). De las 24 especies, 15 son mamíferos, 7 son aves, 1 es reptil y 1 es anfibio, la mayoría de los cuales (46%) han sido introducidos en la zona central de Chile, la zona de mayor endemismo de mamíferos. Sólo para 6 especies (25%) existe información cuantitativa respecto sus posibles efectos sobre la biota nativa, mientras que para otras 8

especies (33%) la información sobre sus impactos es anecdótica, en tanto que para el 42% restante no existen antecedentes acerca de sus efectos (Jaksic, 1998).

La introducción de *Oryctolagus cuniculus* y *Lepus europaeus* podría significar un aumento en la base de recursos para depredadores nativos, tales como *Pseudalopex cupaeus* y *Puma concolor* (Simonetti, 1986; Yáñez *et al.*, 1986). Por otra parte, la introducción de herbívoros mayores como *Cervus elaphus* podría implicar efectos competitivos sobre especies nativas como *Hippocamelus bisulcus* (Miller *et al.*, 1983), pero hasta la fecha no se han documentado dichos efectos significativos (Jaksic, 1998).

El ramoneo de *Capra hircus* por su parte, reduce la vegetación arbustiva, lo cual afecta a los pequeños mamíferos. La diversidad y abundancia de roedores es menor, mientras que la abundancia de *O. cuniculus* es mayor, en parches de vegetación ramoneados (Simonetti, 1983). En general, la corta de vegetación arbustiva por acciones humanas implica cambios en la distribución de los sitios seguros y disponibilidad de alimento para los roedores nativos, modificando el uso del microhabitat (Simonetti, 1989). Estos cambios en las distribuciones y abundancias de roedores afectarían también la estructura y composición de los gremios de depredadores, los que incluyen *Pseudalopex* spp (Simonetti, 1988).

Perspectivas para la conservación

En Chile, la conservación de la biodiversidad ha estado basada en la protección de especies y sus hábitats en áreas silvestres protegidas, tales como parques y reservas nacionales, entidades a cargo de la Corporación Nacional Forestal (CONAF; Benoit, 1998). Sobre 14 millones de hectáreas están protegidas, lo que representa cerca del 19% de la superficie continental de Chile (Iriarte, 2000), porcentaje superior al promedio para Sudamérica (10.4%) y Centroamérica (7.0%; Ormazábal, 1993). No obstante, ello no asegura una adecuada conservación de los mamíferos chilenos. La superficie protegida está heterogéneamente distribuida en las diferentes regiones biogeográficas de Chile (Ormazábal, 1993), lo que conlleva representaciones parciales de la mastofauna protegida.

En efecto, la conservación de los mamíferos a través del sistema de áreas silvestres protegidas enfrenta a lo menos, dos problemas: la representación parcial de la fauna y una superficie insuficiente para mantener poblaciones viables de las especies amenazadas (Mella, 1994; Mella y Simonetti, 1994; Simonetti, 1998; Simonetti y Mella, 1997).

En relación con la representación, el número de mamíferos registrados en las áreas protegidas es menor al esperado por su distribución geográfica, lo que determina una subrepresentación de los mamíferos en dichas áreas (Mella, 1994; Mella y Simonetti, 1994). La proporción de la mastofauna presente en las áreas protegidas está relacionada positivamente con la superficie regional protegida: las regiones con menos superficie protegida, como la región central de Chile, tienen proporcionalmente menos especies protegidas en sus parques y reservas que aquellas regiones como el extremo sur, donde una vasta superficie es protegida en diferentes parques, los que contienen casi la totalidad de la mastofauna local (Mella, 1994). La superficie regional protegida se correlaciona positivamente con el número de mamíferos amenazados por cada región, pero ocurre lo opuesto con las especies endémicas: el mayor número de mamíferos endémicos se concentra en las regiones centrales de Chile, las que tienen una escasa superficie protegida, mientras que las regiones con mayor superficie protegida (los extremos norte y sur del país) tienen menor riqueza de mamíferos endémicos (Fig. 4; Mella, 1994; Mella y Simonetti, 1994).

La región mediterránea es un caso particular. En ella, ningún área protegida contiene el grupo completo de especies de megamamíferos potencialmente presentes en esta región (Mella, 1994). Incluso, de las 16 especies presentes en la región mediterránea, tres especies amenazadas (*Zaedyus pichiy*, *Oreailurus jacobita* y *Lontra provocax*) no han sido registradas en ninguna área protegida. En el otro extremo, las especies con mayor presencia en las áreas protegidas son dos especies de zorros (*Pseudalopex spp*), presentes en el 58% de las áreas protegidas de la zona mediterránea (Mella, 1994; Simonetti, 1999). Incluso, ni siquiera el total de áreas protegidas cubre al ensamble total de megamamíferos (Simonetti, 1999).

Las poblaciones protegidas podrían extinguirse aún dentro de los parques debido a procesos estocásticos asociados a los bajos tamaños poblacionales que podrían contener los parques y reservas debido a la poca superficie de cada uno de ellos (e.g., Refdord y Robinson, 1991). En el caso de los mamíferos chilenos grandes, se estima que para mantener una población viable se requieren entre 33 km² para *L. guanicoe* y 12,500 km² para *P. concolor* (cuadro 6; Mella, 1994). En promedio, los carnívoros y omnívoros requieren 21 veces más área que los herbívoros y los parques y reservas nacionales no ofrecerían estas superficies (Mella, 1994).

En el caso de los herbívoros, la situación no pareciera ser tan dramática. Por ejemplo, *Vicugna vicugna* está protegida en cinco áreas, cuatro de las cuales proveerían una superficie suficiente para mantener poblacionales viables. Para *L. guanicoe*, doce de las 14 áreas protegidas donde está presente proveerían una superficie

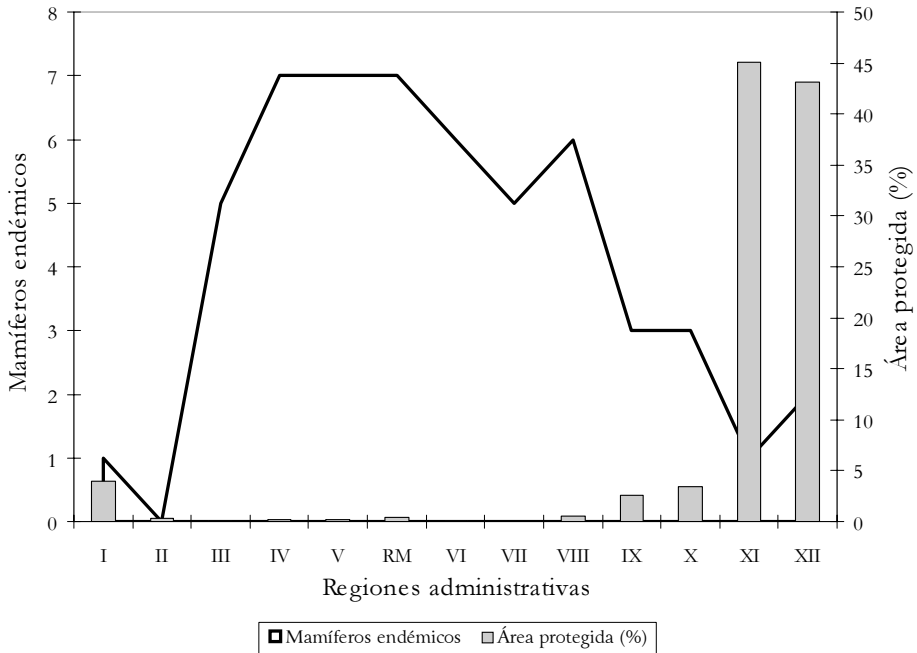


Figura 4. Representación de los mamíferos terrestres endémicos de Chile en relación a la superficie protegida de cada región administrativa del país (las regiones se ordenan de norte (I) a sur (XII; modificado de Mella, 1994).

suficiente, al igual que para *Pudu puda*. Trece de los 16 parques y reservas donde se encuentra son más grandes que el área requerida para mantener poblaciones viables. Para *Hippocamelus bisulcus*, nueve de las 13 áreas protegidas están sobre el mínimo requerido (cuadro 6; Mella, 1994; Mella y Simonetti, 1994; Simonetti y Mella, 1997).

Para los carnívoros, la situación es más drástica. Mientras que para *Conepatus humboldtii*, seis de las 8 áreas donde se encuentra tendrían una superficie suficiente, doce de los 30 parques y reservas donde *Pseudalopex griseus* está presente, tienen menos de 115 km², el área requerida para mantener poblaciones viables. Igualmente, para *P. culpaeus*, 20 de las 38 áreas protegidas en donde se ha registrado, serían suficientemente grandes para sustentar una población viable. Para *P. concolor* y *O.*

Cuadro 6. Áreas requeridas para mantener poblaciones viables de nueve megamamíferos chilenos. AP = Áreas Protegidas donde la especie está presente y % = porcentaje que las Áreas Protegidas tienen de superficie para proteger especies en peligro, según el criterio de área mínima (modificado de Mella, 1994 y Simonetti y Mella, 1997).

Especie	Área Mínima (Km ²)	AP	%
HERBÍVOROS			
<i>Vicugna vicugna</i> (Vicuña)	120	5	80
<i>Lama guanicoe</i> (Guanaco)	33	14	86
<i>Hippocamelus bisulcus</i> (Huemul)	278	13	69
<i>Pudu pudu</i> (Pudú)	80	16	81
Promedio			79
CARNÍVOROS			
<i>Pseudalopex culpaeus</i> (Zorro culpeo)	365	38	52
<i>Pseudalopex griseus</i> (Zorro chilla)	115	30	60
<i>Canis lupus</i> (Chingue patagónico)	48	8	75
<i>Puma concolor</i> (Puma)	12,500	30	3
<i>Oncifelis geoffroyi</i> (Gato de Geoffroy)	676	3	33
Promedio			45

geoffroyi, la situación es aún más extrema, ya que sólo un área protegida poseería el área mínima para mantenerlos (cuadro 6, Mella; 1994; Mella y Simonetti, 1994; Simonetti y Mella, 1997). Por ello, se esperarían extinciones locales de especies aún dentro de las áreas protegidas, lo cual afectaría negativamente la sobrevivencia de la biodiversidad de mamíferos chilenos. Once de 49 parques y reservas estudiados a la fecha no perderían ninguna de las nueve especies de megamamíferos que contienen, mientras que las restantes 38 (77%) perderían de una a cinco de sus especies. La mayoría de las extinciones serían de carnívoros (hasta 4 especies en un parque), mientras que en sólo 10 de las 49 áreas protegidas se perdería una especie de herbívoro (Mella, 1994; Simonetti y Mella, 1997). La zona más afectada por estas eventuales extinciones locales se ubica en la zona central, la región con más especies endémicas (Mella, 1994; Simonetti, 1999). En general, sólo un 45% de los parques y reservas de Chile serían adecuados para mantener poblaciones viables de

carnívoros, mientras que un 79% lo serían para herbívoros (cuadro 6; Mella, 1994; Mella y Simonetti, 1994; Simonetti y Mella, 1997).

Claramente, el actual sistema de áreas protegidas no es suficiente para asegurar la sobrevivencia de los mamíferos debido a cobertura parcial de especies e inadecuada superficie protegida. La posibilidad de obtener mayor cantidad de tierras protegidas o aumentar la superficie de las actuales es poco probable (Ormazábal, 1993), por lo que la sobrevivencia de muchas especies dependerá de la incorporación de tierras privadas a la conservación (e.g., Acosta, 2001). Sin embargo, esta alternativa no está exenta de problemas, como la transmisión de parásitos desde el ganado doméstico a la fauna silvestre, tal como podría ser el caso de *H. bisulcus* (Simonetti, 1995).

No obstante, existen experiencias exitosas en la protección de algunas especies, y crecientes esfuerzos para proteger, manejar y usar en forma sustentable especies como *Vicugna vicugna*, *H. bisulcus*, *C. lanigera* y *L. guanicoe* (Valverde, 1998).

En un contexto más amplio, cabe señalar la promulgación en 1994 de la Ley de Bases Generales del Medio Ambiente, la que contiene la creación de una serie de instrumentos para la gestión ambiental. Entre ellos el Sistema de Evaluación de Impacto Ambiental (Contreras, 2000b) otorga una importante relevancia a distintos aspectos relacionados con la Biodiversidad (Contreras, 1998). La elaboración de los estudios de línea base para estas evaluaciones y especialmente la ejecución de planes de seguimiento pueden y podrán, respectivamente, implicar aportes significativos al conocimiento de la biodiversidad en Chile, incluidos los mamíferos y en particular sobre la efectividad de las medidas de mitigación de impactos.

COMENTARIO FINAL

El conocimiento de la diversidad de los mamíferos chilenos es aún incompleto. Aún se describen nuevas especies y se determinan los rangos de sus distribuciones geográficas. Parte de este patrimonio biológico podría perderse de no mediar los esfuerzos desplegados para su protección. Tanto terminar de conocer la mastofauna y asegurar debidamente su conservación es una tarea pendiente.

ABSTRACT

Currently, 155 mammal species are recognized from Chile; 49 of them are marine species and 122 are terrestrial ones, of which 16 are introduced. Regarding terrestrial species, 17 are endemics, while many others are shared with Argentina, Perú, and Bolivia. Rodentia is the

order with the highest richness (65 species, 61%), followed by carnivores (14%), bats (11%), and artiodactyls (7%). Other six orders are scarcely present, ranging between 1 to 3 species.

Of the 17 endemic mammals, one is a marsupial, one is a carnivore, and 15 are rodents, basically restricted to island areas and the central zone of Chile. The proportion of endemism at subspecies level is high, with 38 endemic subspecies, accounting for 32% of all subspecies.

The greatest proportion of mammal species are of small body size (48% of total terrestrial mammals, ranging between 11 to 100 g), while large mammals (> 1 kg) represents 24%. Regarding trophic categories, 55% are herbivores, 22% omnivores, 14 % insectivores, 8% carnivores, and only one hematofage species.

The biogeographic patterns of non-volant terrestrial mammals are: the areas with lower species richness are the Atacama Desert and the temperate rainforest of the coast of southern Chile; the zones with higher richness are the Puna of the extreme north and the Patagonian zones of southern Chile; the area of lower species richness in the desert is prolonged to the south along the Andes more than along the coastal areas. Finally, species richness tend to increase to the east in south and northe areas, and tend to increase to the west in the central zone (the area with high levels of endemism).

Nearly 40% of the terrestrial mammals are threatened: 17 of them are regarded as endangered, 11 as vulnerable, 12 as rare, and 8 are insufficiently known. Threatening factors include habitat disruption, hunting, and introduction of exotic species.

The conservation of biodiversity is based mainly on the protection of species and habitats in protected wild areas, under the tuition of the Corporación Nacional Forestal (CONAF). Over 14 millions ha are protected, covering 19% of the continental surface of Chile. However, the conservation of mammals face two problems: i) partial and uneven representation of the fauna (the number of recorded mammals in protected areas is lower than the expected by geographic distribution), and ii) insufficient area to maintain viable populations of the largest species: carnivores and omnivores species require 21 times more area than herbivores, and the current protected areas sometimes do not fulfill these requirements. In recent years, there has been an important inclusion of private land as protected areas, which could complement state protected areas allowing the conservation of Chilean mammals.

AGRADECIMIENTOS

A nuestro amigo G. Ceballos, por su paciencia. A.E. Spotorno agradece el apoyo de Fondecyt 92-1186 y 1981122).

LIITERATURA CITADA

Acosta, G.A. 2001. *Efecto de la fragmentación del bosque nativo en la conservación de *Oncifelis guigna* y *Pseudalopex culpaeus* en Chile Central*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

- Araya, B. y M. Bernal. 1995. Aves. Pp. 350-360, en: *Diversidad Biológica de Chile* (J.A., Simonetti, M.T.K. Arroyo, A.E. Spotorno y E. Lozada, eds.). Conicyt, Santiago.
- Benoit, I.L. 1998. El rol de CONAF en la conservación de la diversidad biológica de Chile a través del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado. Pp. 31-59, en: *De Patrias, Territorios, Identidades y Naturaleza* (M.A., Sálazar y P. Videgain, eds.). Dibam, Santiago.
- Cabrera, A. 1957. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. I. (Metatheria, Unguiculata, Carnivora). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciencias Zoológicas*, 4:1-307.
- Campos, H. 1996. *Mamíferos terrestres de Chile*. Marisa Cuneo Ediciones, Santiago.
- Caviedes, C.N. y A. Iriarte. 1989. Migration and distribution of rodents in central Chile since the Pleistocene: the paleogeographic evidence. *Journal of Biogeography*, 16:181-187.
- Ceballos, G. y J.H. Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology*, 9:559-568.
- Cofré, H. y P. Marquet. 1999. Conservation status, rarity, and geographic priorities for conservation for Chilean mammals: an assessment. *Biological Conservation*, 88:53-68.
- Contreras, L.C. 1990. Cricetid species richness in the southern Andes: the effect of area. A critique of Caviedes and Iriarte (1989). *Revista Chilena de Historia Natural*, 63:19-22.
- Contreras, L.C. 1998. Biodiversidad y el sistema de evaluación de impacto ambiental en Chile. Pp. 19-35, en: *Derecho del Medio Ambiente*. Editorial Jurídica Cono Sur Ltda., Santiago.
- Contreras, L.C. 2000a. Biogeografía de mamíferos terrestres de Chile. Pp. 241-249, en: *Mamíferos de Chile* (A. Muñoz-Pedreros y J. Yáñez, eds.). CEA ediciones, Valdivia.
- Contreras, L.C. 2000b. Environmental impact assessment in Chile. Pp. 197-205, en: *Environmental Impact Assessment in Developing Countries*. (M. Lee y C. George, eds.) J. Willey, Oxford.
- Contreras, L.C. y J.L. Yáñez. 1995. Mamíferos. Pp. 336-349, en: *Diversidad Biológica de Chile* (J.A., Simonetti, M.T.K. Arroyo, A.E. Spotorno y E. Quezada, eds.). Conicyt, Santiago.
- Cortés, A., J.C. Torres-Mura, L. Contreras y C. Pino. 1995. *Fauna de vertebrados de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana*. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.
- Formas, J.R. 1995. Anfibios. Pp. 314-325, en: *Diversidad biológica de Chile* (J.A., Simonetti, M.T.K. Arroyo, A.E. Spotorno y E. Lozada, eds.). Conicyt, Santiago.
- Frassinetti, D. y J. Yáñez (coords.). 1982. Actas del Primer Encuentro Nacional de Mastozoólogos. *Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 38:1-237.
- Galaz, J.L., J.C. Torres-Mura y J. Yáñez. 1999. *Platalina genovensium* (Thomas, 1928), un quiróptero nuevo para la fauna de Chile (Phyllostomatidae: Glossophaginae). *Noticiario Mensual, Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 337:6-12.
- Gay, C. 1848. *Historia física y política de Chile*. Maulde y Renou, Paris.
- Genoways, H.H. y D.Schmitter. 1981. Collections of recent mammals of the world, exclusive of Canada the United States. *Annals of Carnegie Museum*, 50:47-80.

- Glade, A.A. (ed.). 1988. *Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile*. Corporación Nacional Forestal, Santiago.
- Hershkovitz, P. 1987. A history of the recent mammalogy of the Neotropical Region from 1492 to 1850. Pp. 11-98, en: *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (B.D. Patterson y R.M. Timm, eds.). Fieldiana Zoology, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois.
- Housse, R. 1953. *Animales Salvajes de Chile en su Clasificación Moderna: su Vida y sus Costumbres*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago.
- Hutterer, R. 1994. Island rodents: a new species of *Octodon* from isla Mocha, Chile (Mammalia: Octodontidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 59:27-41.
- Iriarte, A. 2000. Conservación de Mamíferos en Chile, Pp. 25-36, en: *Mamíferos de Chile* (A. Muñoz-Pedreros y J. Yáñez, eds.). CEA ediciones, Valdivia.
- Iriarte, A. y F.M. Jaksic. 1986. The fur trade in Chile: an overview of seventy-five years of export data (1910-1984). *Biological Conservation*, 38:243-253.
- Iriarte, A., P. Feinsinger y F.M. Jaksic. 1997. Trends in wildlife use and trade in Chile. *Biological Conservation*, 81:9-20.
- Jaksic, F. 1997. *Ecología de los Vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Jaksic, F.M. 1998. Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation*, 7:1427-1445.
- Jaksic, F.M. e I. Lazo. 1994. La contribución de Darwin al conocimiento de los vertebrados terrestres de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67:9-26.
- Jaksic, F.M., J.E. Jiménez, R.G. Medel y P.A. Marquet. 1990. Habitat and diet of Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) on the Chilean mainland. *Journal of Mammalogy*, 71:246-248.
- Jiménez, J.E., P.A. Marquet, R.G. Medel y F.M. Jaksic. 1990. Comparative ecology of Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) in mainland and island settings of southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 63:177-186.
- Jiménez, J.E. 1996. The extirpation and current status of wild chinchillas *Chinchilla lanigera* and *C. brevicaudata*. *Biological Conservation*, 77:1-6.
- Mann, G. 1940. Contribución a la anatomía de los octodóntidos. *Boletín del Museo de Historia Natural (Chile)*, 18:103-124.
- Mann, G. 1945. Mamíferos de Tarapacá. *Biológica (Chile)*, 2:23-98.
- Mann, G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana, Zoología*, 40:1-342.
- Marquet, P. 1989. Paleobiogeography of South American cricetid rodents: a critique to Caviedes and Iriarte. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62:192-197.
- Medel, R.G., J.E. Jiménez, F.M. Jaksic, J.L. Yáñez y J.J. Armesto. 1990. Discovery of a continental population of the rare Darwin's fox, *Dusicyon fulvipes* (Martin, 1837) in Chile. *Biological Conservation*, 51: 71-77.
- Mella, J.E. 1994. *Áreas silvestres protegidas y la conservación de los mamíferos terrestres chilenos*. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

- Mella, J. E. 1999. *Vertebrados Terrestres posibles de encontrar en la XI Región de Aysén*. Servicio Agrícola y Ganadero, Aysén, Chile.
- Mella, J.E. y J.A. Simonetti. 1994. Conservación de mamíferos en las Áreas Silvestres Protegidas de Chile: representación y poblaciones viables. *Ambiente y Desarrollo (Chile)*, 10:72-78.
- Meserve, P.L. y D.A. Kelt. 1990. The role of aridity and isolation on central Chilean small mammals: a reply to Caviedes and Iriarte (1989). *Journal of Biogeography*, 17:681-684.
- Miller, S. 1980. *Human influences on the distribution and abundance of wild Chilean mammals: prehistoric-present*. Disertación Doctoral, University of Washington, Seattle.
- Miller, S. y J. Rottmann. 1976. *Guía para el reconocimiento de los Mamíferos Chilenos*. Editorial Gabriela Mistral, Santiago.
- Miller, S.D., J. Rottmann, K.J. Raedeke y R.D. Taber. 1983. Endangered mammals of Chile: status and conservation. *Biological Conservation*, 25:335-352.
- Molina, J.I. 1782. *Saggio sulla Storia Naturale del Chili*. Bologna, Italia.
- Muñoz-Pedrerós, A. y R. Murúa. 1989. Efectos de la reforestación con *Pinus radiata* sobre la diversidad y abundancia de los micromamíferos en un agroecosistema de Chile central. *Turrialba*, 39:143-150.
- Muñoz-Pedrerós, A. 2000. Orden Rodentia. Pp. 73-126, en: *Mamíferos de Chile* (A. Muñoz-Pedrerós y J. Yáñez, eds.). CEA Ediciones, Valdivia.
- Muñoz-Pedrerós, A. y J. Yáñez (eds.). 2000. *Mamíferos de Chile*. CEA Ediciones, Valdivia.
- Muñoz-Pedrerós, A. y E. Palma. 2000. Marsupiales. Pp. 43-51, en: *Mamíferos de Chile* (A. Muñoz-Pedrerós y J. Yáñez, eds.). CEA Ediciones, Valdivia.
- Murphy, R.M. 1976. Mammalia Americae australe. *Ciencia Interamericana*, 17:16-32.
- Ormazábal, C.S. 1993. The conservation of biodiversity in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66:383-402.
- Osgood, W. 1943. The mammals of Chile. *Field Museum of Natural History, Zoology Series*, 30:1-268.
- Ovalle, A. de. 1646. *Histórica relación del Reyno de Chile y de las Misiones y ministerios que ejercita en él la Compañía de Jesús*; Roma. Selección y Notas (1974), Editorial Universitaria, Santiago.
- Palma, R.E. y A.E. Spotorno. 1999. Molecular systematics of marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: the phylogeny of Didelphimorphia and of the living fossil microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13:525-535.
- Patterson, B. 1992. A new genus and species of long-clawed mouse (Rodentia: Muridae) from temperate rainforests of Chile. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 106:127-145.
- Patterson, B. 2000. Patterns and trends in the discovery of Neotropical mammals. *Diversity and Distributions*, 6:145-151.
- Patterson, B. y C.E. Feigl. 1987. Faunal representation in Museum collections of mammals: Osgood's Mammals of Chile. Pp. 485-496, en: *Studies in neotropical mammalogy: essays in Honor of Philip Hershkovitz* (B. Patterson y R. Timm, eds.). Fieldiana Zoology, New Series 39: 1-506.

- Patterson, B., M. Gallardo y K. Freas. 1984. Systematics of mice of the subgenus *Akodon* (Rodentia: Cricetidae) in southern South America, with the description of a new species. *Fieldiana Zoology, New Series*, 23:1-16.
- Péfaur, J. 1987. Latin America: status of collections and management concerns. Pp. 195-208, en: *Mammal Collection Management* (Genoways, H.H., C. Jones y D.L. Rossolimo, eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas.
- Péfaur, J. y B. Cáceres. 1976. Bibliografía sobre mamíferos terrestres chilenos: 1942-1972. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)*, 50:157-172.
- Pine, R. 1973. Una nueva especie de *Akodon* (Mammalia: Rodentia: Muridae) de la isla Wellington, Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia (Chile)*, 4:423-426.
- Quintana, V. y A. Muñoz-Pedrerós. 1989. Primer registro de *Felis geoffroyi geoffroyi* (D'Orbigny y Gervais, 1844) en la cordillera andina de Chile central (Carnivora: Felidae). *Comunicaciones del Museo Regional de Concepción (Chile)*, 3:27-31.
- Rau, J.R. y M.E. Kennedy. 1981. Adenda y actualización a la bibliografía sobre mamíferos chilenos de Péfaur y Cáceres, 1976. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)*, 52:135-143.
- Redford, K. y J.F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics. The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. Volume 2. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Reise, D. 1973. Clave para la determinación de los cráneos de marsupiales y roedores chilenos. *Gayana, Zoología*, 27:1-20.
- Rivera, E. 1997. *Riqueza de especies y tamaños corporales en la mastofauna de Sudamérica Austral y Norteamérica: patrones biológicos*. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago.
- Saavedra, B. y J.A. Simonetti. 2000. A northern most and threatened population of *Irenomys tarsalis* (Mammalia: Rodentia) from central Chile. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 65:243-245.
- Saavedra, B. y J.A. Simonetti. 2001. New records of *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Microbiotheriidae) and *Geoxus valdivianus* (Rodentia: Muridae) in central Chile: their implications for biogeography and conservation. *Mammalia*, 65:96-100.
- SAG (Servicio Agrícola y Ganadero). 1998. *Cartilla de Caza*. Departamento de Protección de los Recursos Naturales Renovables, SAG, Santiago.
- Simonetti, J.A. 1983. Effect of goats upon native rodents and European rabbits in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56:27-30.
- Simonetti, J.A. 1986. Human-induced dietary shift in *Dusicyon culpaeus*. *Mammalia*, 50:406-408.
- Simonetti, J.A. 1988. The carnivorous guild of central Chile: a human induced community trait? *Revista Chilena de Historia Natural*, 61:23-25.
- Simonetti, J.A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos*, 56:309-318.
- Simonetti, J.A. 1994. Impoverishment and nestedness in caviomorph assemblages. *Journal of Mammalogy*, 75:979-984.
- Simonetti, J.A. 1995. Wildlife conservation outside parks is a disease-mediated task. *Conservation Biology*, 9:454-456.

- Simonetti, J.A. 1998. Áreas silvestres protegidas: ¿protegidas y protectoras?. Pp. 123-131, en: *Diversidad biológica y cultura rural en la gestión ambiental del desarrollo* (F., Díaz-Pineda, J.M. de Miguel y M.A. Casado, eds.). Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Simonetti, J.A. 1999. Diversity and conservation of terrestrial vertebrates in mediterranean Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72:493-500.
- Simonetti, J.A. 2000. Diversidad biológica. Pp. 177-201, en: *Estado del medio ambiente en Chile-1999* (O. Sunkel, ed.). Centro de Análisis de Políticas Públicas, Universidad de Chile, Santiago.
- Simonetti, J.A. y B. Saavedra. 1998. Holocene variation in the small mammal fauna of central Chile. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 63:58-62.
- Simonetti, J.A. y E. Rivera. En prensa. Conocimiento de la fauna chilena. en: *Diversidad Biológica de Iberoamérica* (G.A. Halffer y J.A. Simonetti eds.). México, D.F.
- Simonetti, J.A. y J.E. Mella. 1997. Park size and the conservation of Chilean mammals. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70:213-220.
- Simonetti, J.A., M.T.K. Arroyo, A.E. Spotorno y E. Lozada (eds.). 1995. *Diversidad Biológica de Chile*. Conicyt, Santiago.
- Spotorno, A.E., H. Cofre, G. Manríquez, Y. Vilina, P.A. Marquet y L. Walker. 1998a. Una nueva especie de *Loxodontomys*, otro mamífero filotino de los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71:359-373.
- Spotorno, A.E. 1995. Prólogo: Osvaldo A. Reig. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68:161-169.
- Spotorno, A.E., C. Zuleta, A. Gantz, F. Saíz, J. Rau, M. Rosenmann, A. Cortés, G. Ruiz, L. Yates, E. Couve y J.C. Marín. 1998b. Sistemática y adaptación de mamíferos, aves e insectos fitófagos de la Región de Antofagasta, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71:501-526.
- Spotorno, A.E., J.C. Marín, M. Yévens, L.I. Walker, R. Fernández-Donoso, J. Pincheira, M.S. Berríos y R.E. Palma. 1997. Chromosome divergence among American marsupials and the Australian affinities of the American *Dromiciops*. *Journal of Mammalian Evolution*, 4:259-269.
- Tamayo, M. y D. Frassinetti. 1980. Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 37:323-399.
- Tamayo, M., H. Núñez y J. Yáñez. 1987. Lista sistemática actualizada de los mamíferos vivientes en Chile y sus nombres comunes. *Noticiario Mensual, Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 312:1-12.
- Torres, D., J. Yáñez y P.E. Cattán. 1979. Mamíferos marinos de Chile: antecedentes y situación actual. *Biología Pesquera (Chile)*, 11:49-81.
- Valverde, V. (ed.). 1998. *La conservación de la fauna nativa de Chile: logros y perspectivas*. Corporación Nacional Forestal, Santiago.
- Vásquez, R.A. y J.A. Simonetti. 1999. Life history traits and sensitivity to landscape change: the case of birds and mammals of mediterranean Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72:517-525.

- Veloso A, J.C. Ortíz, J. Navarro, H. Núñez, P. Espejo y M.A. Labra. 1995. Reptiles. Pp. 326-335, en: *Diversidad Biológica de Chile* (J.A., Simonetti, M.T.K. Arroyo, A.E. Spotorno y E. Lozada, eds.). Conicyt, Santiago.
- Veloso A. y J. Navarro. 1988. Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 6:481-539.
- Veloso, A., J. Valencia y A. Spotorno (eds.) 1979. Biología de Vertebrados. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, 12:28-219.
- Vuletin, A. 1960. *Zoonimia Andina*. Universidad Nacional de Tucumán, Instituto de Lingüística, Folklore y Arqueología, Santiago del Estero, Argentina.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Second edition. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Wolffsohn, J. 1913. Reseña de los trabajos publicados desde 1895 por autores nacionales y extranjeros sobre la mamalogía chilena. *Actes de la Société Scientifique du Chili*, 23:57-79.
- Yáñez, J. 1982. Estado de las colecciones mastozoológicas nacionales. *Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 38:13-28.
- Yáñez, J.L., J.C. Cárdenas, P. Gezelle y F.M. Jaksic. 1986. Food habits of the southernmost mountain lions (*Felis concolor*) in South America: natural vs livestocked ranges. *Journal of Mammalogy*, 67:604-606.

MAMÍFEROS DE COLOMBIA

MICHAEL ALBERICO Y VLADIMIR ROJAS-DÍAZ

Universidad del Valle, Departamento de Biología, A.A. 25360, Cali, Colombia

INTRODUCCIÓN

Con aproximadamente 471 especies de mamíferos, Colombia es uno de los países más diversos de la región Neotropical. Además, tiene 1,754 especies de aves (Hernández-Camacho *et al.*, 1992), 607 especies de reptiles (F. Castro, com. pers.) y 583 especies de anfibios (Ruiz-Carranza *et al.*, 1996), razón por la cual es considerado uno de los países megadiversos del mundo (Mittermeier, 1988). Pero, a la vez, la biota en muchas zonas del país enfrenta serias amenazas que podrían causar daños irreparables en un futuro cercano. Una concentración notable de esta biodiversidad se encuentra en la franja altitudinal entre los 600 y 1,200 msnm, que corresponde al cinturón inferior de la selva nublada (Hernández-Camacho *et al.*, 1992). Esta zona se caracteriza por la correspondencia entre un mayor nivel de humedad y el mayor grado de diversidad y es uno de los ecosistemas que soporta mayor presión antrópica debido, básicamente, a los desplazamientos de la población en busca de nuevas tierras con fines agropecuarios.

Colombia se encuentra situada al nor-occidente de América del Sur. Posee costas al occidente en el Océano Pacífico y al norte sobre el Mar Caribe. Todo su territorio se halla dentro de la zona intertropical. El territorio continental comprende un área de 1,138,915 km² y está constituido en un 33% por montañas y en un 67% por llanuras bajas. Ecológicamente, puede dividirse en una zona transinterandina (Fig. 1), que incluye tres ramales cordilleranos de los Andes, los valles interandinos y las fajas litorales caribeña y pacífica, y la zona cis-andina, que abarca las llanuras de la Orinoquía y Amazonía (Hernández-Camacho, 1992).

En la zona transinterandina se pueden identificar varias unidades geográficas: la Cordillera Oriental, la más ancha de las tres; el valle del río Magdalena; la Cordillera Central, la más alta; el valle del río Cauca; la Cordillera Occidental, la más angosta; la llanura costera del Pacífico que incluye la Serranía del Baudó; la planicie costera del Caribe, más la Sierra Nevada de Santa Marta. La zona cis-andina la



Figura 1. Las tres grandes regiones de Colombia se caracterizan por aspectos fisiográficos y geológicos.

componen los Llanos Orientales (parte del mismo ecosistema llamado “Llanos Occidentales” en Venezuela); la Amazonía, dentro de la cual se incluyen los llamados tepuyes, áreas más afines geológicamente con el escudo de las Guayanas; y la Serranía de La Macarena.

La extensión de los pisos térmicos es otra variable cualitativa de Colombia que contribuye a su alta heterogeneidad geográfica. El 77% es piso cálido, el 10.6% es templado, el 9.8% es frío, el 2.3% es muy frío y el 0.3% es nival (Hernández-Camacho, 1992). La climatología juega un papel preponderante debido a la distribución de lluvias a lo largo del año. Es posible reconocer dos regímenes pluviométricos durante el ciclo anual: uno unimodal, con un solo período lluvioso,

y otro bimodal, con dos períodos entre los cuales se interponen temporadas secas. La zona de convergencia intertropical determina la periodicidad de las lluvias. Estos son algunos de los factores que determinan la gran diversidad de ambientes o biomas del país (Hernández-Camacho, 1992).

La heterogeneidad de hábitats del país permite albergar un gran número de especies. Por otro lado, la topografía parece no presentar barreras para impedir a los diferentes grupos de mamíferos tener amplias distribuciones. En cuanto a mamíferos, aparentemente, esta situación no ha permitido un alto grado de especiación, que se nota en el bajo porcentaje de endemismo, inferior al que se esperaría para su área.

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOOLÓGICO

Baker (1991) en su resumen de la historia de la mastozoología en América Latina, aseveró que ésta ha sufrido de un olvido en comparación con otras regiones del mundo. Los primeros relatos son de los cronistas quienes registraban las novedades encontradas en los viajes de los conquistadores españoles. La historia de Francisco Pizarro, quien en su viaje de conquista al Perú hizo parada en la Isla Gorgona en el año 1526, fue repetida por López de Gomara, Antonio de Herrera y Gonzalo Fernández de Oviedo. Los dos últimos comentaron aspectos sobre la fauna de la isla (Torres, 1986). Estos y otros cronistas mencionaron diversas localidades colombianas, especialmente Santa Marta, Cartagena y Urabá en la costa del Caribe, las más visitadas. Todos estos relatos tienen dos aspectos en común. Primero, con frecuencia los autores no conocían los sitios visitados y tendían a confundir las especies, especialmente las más grandes y vistosas, entre localidades diferentes. Segundo, generalmente no se colectaban ejemplares para documentar las observaciones de estos viajes. Herskovitz (1987) resumió las actividades de estos viajeros y cronistas del Neotrópico como el "Período anecdótico".

El primer naturalista que visitó lo que hoy en día es Colombia fue el botánico austríaco Niklaus Joseph von Jacquin, quien tuvo algún interés zoológico. Durante su estadía en Cartagena, recopiló información que sirvió para la descripción de *Simia seniculus* Linnaeus (= *Alouatta seniculus*), en 1766 (Ruiz, 1995).

El auge del estudio de las ciencias naturales en este país (llamado el Nuevo Reino de Granada antes de la independencia) se debió a José Celestino Mutis. Este gran botánico nacido en Cádiz, España, llegó a la Nueva Granada en 1760 y comenzó de inmediato a coleccionar y describir las plantas de la región. Gracias a los esfuerzos de convencimiento y organización de Mutis fue creada la Real Expedi-

ción Botánica del Nuevo Reyno de Granada en 1783 (Ruiz, 1995; Vezga, 1971). La Expedición funcionó desde ese año hasta 1810, cuando se inició la guerra de independencia, y contó con la participación de los zoólogos Fray Diego García, Francisco José de Caldas y Jorge Tadeo Lozano, quienes no tuvieron un interés particular en los mamíferos. El material zoológico colectado y enviado al Museo de Historia Natural de Madrid fue posteriormente desechado debido a su grave estado de deterioro (Ruiz, 1995). De la obra de Mutis, tal vez lo único que queda con respecto a los mamíferos es su memoria sobre el mapuro (publicado en Suecia). Aunque él refirió este mustélido equivocadamente a *Viverra putorius* Linnaeus, sus observaciones sirvieron para la descripción de *Conepatus semistriatus* (Ruiz, 1995).

El Barón alemán Alexander von Humboldt, contemporáneo y muy amigo de Mutis en Colombia, realizó dos expediciones a América del Sur con el botánico francés Aimé Bonpland (Humboldt, 1816-1831; Ruiz, 1995; Vezga, 1971). El itinerario y los resultados principales de estos viajes referentes a los mamíferos fueron resumidos por Hershkovitz (1987). Humboldt elaboró algunas descripciones taxonómicas originales que siguen siendo válidas: *Sciurus granatensis* y *Mustela sinuensis* (= *Eira barbara sinuensis*), mientras otros de sus nombres han sido relegados al nivel de sinónimos: *Simia hypoleuca* (= *Cebus capucinus*) y *Simia leonina* (= *Saguinus fuscicollis fuscus*). Además, este viajero realizó estudios morfológicos detallados de otras especies ya conocidas: *Alouatta seniculus* y *Saguinus oedipus*.

Otros naturalistas que visitaron Colombia para coleccionar material biológico, a veces incluyendo mamíferos, fueron François Desiré Roulin, quien descubrió y describió la danta de montaña (*Tapirus pinchaque*) en 1829 y August Plée, quien colectó animales y plantas en la zona del bajo río Magdalena. Este último colectó los holotipos de *Ateles hybridus* (= *Ateles belzebuth hybridus*) y *Sciurus variabilis* (= *Sciurus granatensis variabilis*), ambas enviadas a París y descritas por Geoffroy-St. Hilaire (Ruiz, 1995). También, participaron algunos colectores profesionales cuyo principal interés era ganar una recompensa económica, mientras satisfacían las demandas del amplio mercado en Europa. Colombia fue visitado por T. K. Salmon (1872-1878; Medellín y alrededores), J. H. Batty (Batty, Parish y Cia, 1897-1998; ríos Cauca y Caquetá) y Mervin Palmer (1909; Chocó, Valle del Cauca y Cauca), entre otros. Con fines igualmente lucrativos nació un gremio de intermediarios (hoy utilizaríamos el término "traficantes"), tales como Parzudaki y Rosenberg, quienes compraban ejemplares para ofrecerlos a los museos (J. Hernández-Camacho, com. pers.).

Algunos colectores fueron mandados a Colombia directamente por museos extranjeros. Wilmot W. Brown, Jr. estuvo en los alrededores de Santa Marta y en la Isla Gorgona entre 1897 y 1904, enviado por Outram Bangs del Museo de Zoología

Comparada (MCZ, Universidad de Harvard). El esfuerzo más concentrado lo realizó el Museo Norteamericano de Historia Natural (AMNH) que, bajo la dirección de Frank M. Chapman y Joseph Alsop Allen, mantuvo colectores en el campo durante muchos años al principio del siglo XX. Entre los más prolíficos se destacan Herbert H. Smith y Sra. (Santa Marta); William B. Richardson (Valle del Cauca, Cauca y Nariño); Leo E. Miller (varias localidades en el sur y occidente del país); George M. O'Connell (Cordillera Oriental); L. E. Miller y Howarth S. Boyle (norte de Antioquia). Los resultados de estas expediciones fueron resumidos por Allen (1904, 1916).

Durante este mismo período, a finales del siglo XIX y principios del XX, Oldfield Thomas del Museo Británico de Historia Natural (BMNH) impulsó la investigación sobre los mamíferos de Colombia. Aunque no mandó colectores al país, tuvo considerable éxito en reclutar residentes o viajeros (principalmente ciudadanos ingleses, como cónsules y médicos) para ayudar con esta tarea. Enfocó su interés hacia las especies menos conspicuas, incluyendo ratones, marsupiales y murciélagos. Entre sus colaboradores se cuentan Robert B. White (río Magdalena, Tolima, Huila y Cauca); George D. Child (Cundinamarca); E. L. Pratt (Antioquia); H. Bartlett y C. Engelke (Santa Marta); H. H. Crease (Honda, Tolima); H. G. F. Spurrell (Chocó) y H. E. Bowle (alrededores de Bogotá). En total, 27 de las publicaciones de Thomas fueron basadas en material proveniente de Colombia (Hill, 1990).

Los hermanos "lasallistas" fueron activos colectores de especímenes biológicos. Los que más se dedicaron a los mamíferos fueron el Hermano Apolinar María, quien colectó principalmente en los alrededores de Bogotá (1910-1920), y el Hermano Nicéforo María, quien estuvo primero en Medellín y después en Bogotá, colectando mamíferos en varias localidades en la parte oriental del país entre 1924 y 1927.

Probablemente, el investigador que más ha contribuido a la mastozoología colombiana es Philip Hershkovitz. Su primera estadía, entre 1941-1943, fue auspiciada por una beca Walter Rathbone; en ella se dedicó principalmente a los mamíferos de la región circundante de la Sierra Nevada de Santa Marta, en los departamentos de Magdalena y César. El material colectado se encuentra en el Instituto Smithsonian (USNM, Washington, D.C.) y sirvió de base para la serie de ocho artículos sobre la teriofauna del norte de Colombia. Posterior a su nombramiento en el Museo "Field" de Historia Natural en Chicago (FMNH), Hershkovitz volvió al país donde vivió entre 1948-1952 y desde su base en Bogotá hizo colecciones importantes, principalmente en la Cordillera Oriental y otras localidades del oriente. Patterson (1987) relató la biografía de este gigante de la mastozoología con una lista de sus publicaciones hasta esa fecha, incluyendo las épocas en Colombia. Después de su regreso obligado a Chicago, Hershkovitz siguió con su

interés en los mamíferos colombianos y acordó con Kjell von Sneider para recibir materiales del sur y occidente del país.

A mediados del siglo XX, el Centro de Investigaciones “Roberto Franco”, ubicado estratégicamente en el pie de monte oriental de la Cordillera Oriental y relativamente cerca de la Serranía de La Macarena, recibió a muchos investigadores. El centro dió albergue a investigadores como J. A. Dillon, quien en compañía de otros, visitó por primera vez La Macarena. Posteriormente, la estación fue visitada por C. C. Doncaster en representación del BMNH, quien colectó alrededor de 120 ejemplares que se encuentran en Londres. En la siguiente expedición, se colectaron más de 1,600 pieles, 300 de las cuales eran de mamíferos (Idrobo, 1958). Otra expedición hacia La Macarena se llevó a cabo en 1959, con el auspicio del Instituto de Ciencias Naturales, cuyo representante fue el naturalista J. Hernández-Camacho y sus colecciones se encuentran en la Universidad Nacional de Colombia (Bogotá). Posteriormente, en 1967, se desarrollaron algunos estudios etológicos por parte de los primatólogos Lewis y Dorothy Klein de la Universidad de California.

La costumbre de los investigadores de llevar o mandar sus colecciones mastozoológicas fuera del país ha seguido hasta años recientes. James Tamsitt y Darío Valdivieso trabajaron extensivamente entre 1959 y 1964 tanto en Cundinamarca como en los alrededores de Villavicencio; la mayor parte de su material se encuentra en el Royal Ontario Museum (ROM, Canadá). En búsqueda de parásitos, C. J. Marinkelle colectó extensivamente entre 1961 y 1969, enviando la mayor parte del material a Washington (USNM).

La fase moderna de la mastozología trata de la consolidación de una escuela nacional en las ciencias naturales y tuvo su inicio en la época de la Expedición Botánica, cuando Mutis intentó establecer un herbario en la Nueva Granada (Vezga, 1971). Hacia la mitad del siglo XIX se creó la Sociedad de Naturalistas Granadinos y la cátedra de zoología en la Escuela de Medicina y Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de los Estados Unidos de Colombia. Se contó con un Gabinete de Historia Natural (como se llamaban los museos en ese entonces) bajo el cargo de Genaro Balderrama y de Nicolás Osorio (Ruiz, 1995). Los Hermanos Apolinar María y Nicéforo María tuvieron mucho que ver con la creación y curación (respectivamente) del Museo de Historia Natural del Instituto de La Salle. Lo que queda de este Museo, después de su parcial destrucción en un incendio en 1948, se encuentra hoy en la Universidad de La Salle (Ruiz, 1995).

En años recientes, se han consolidado tres colecciones principales y activas en el territorio colombiano (Hafner *et al.*, 1997). El Instituto de Ciencias Naturales (ICN), Museo de Historia Natural, Universidad Nacional, Bogotá, evolucionó a

partir de la creación del Instituto Botánico en 1936 y debido a una reorganización se desarrolló en un centro de investigaciones zoológicas también (Ruiz, 1995). De otro lado, como parte de un proyecto para el estudio del arbovirus en la Facultad de Salud de la Universidad del Valle entre 1962-1972, se formó una colección de unos 3,000 ejemplares de mamíferos. Esta colección se mantuvo separada en el Departamento de Microbiología hasta el año 1985, cuando fue trasladada al Departamento de Biología para ser incorporada como parte de una colección única y creciente de la Universidad. La colección oficial del gobierno colombiano, no asociada con una institución académica, fue creada en el año 1980 como parte del entonces Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables, INDERENA. Con la desaparición de INDERENA, las colecciones de referencia han pasado a formar parte del patrimonio del Instituto Alexander von Humboldt en Villa de Leyva, anexo al Ministerio del Medio Ambiente.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

Para el análisis de la riqueza de especies, se elaboró una lista de las especies de mamíferos de Colombia, incluyendo aquellas de ocurrencia probable basada en la literatura (Cuervo *et al.*, 1986; Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990). A esta lista se le incorporaron cambios taxonómicos recientes (Hershkovitz, 1992; Wilson y Reeder, 1993; Woodman, 1996) y se añadieron cambios y correcciones elaborados por Rodríguez-Mahecha *et al.* (1995) y Alberico *et al.* (2000). El país posee 435 especies de presencia comprobada, bien sea porque existen ejemplares en colección o porque han sido vistos (como en el caso de algunos cetáceos marinos) o capturados en el pasado. Otras 37 especies son de ocurrencia probable debido a su distribución en los países vecinos, sin que hasta el momento hayan sido registradas dentro del territorio nacional.

Entre las aproximadamente 471 especies de mamíferos en Colombia están representados 15 órdenes, 46 familias y 200 géneros (cuadro 1). Los quirópteros son el orden más diverso (37.8%), seguido por roedores (28.7%), carnívoros y primates (7.0%), didelfimorfos (7.2%), primates (6.1%), cetáceos (5.8%), artiodáctilos (1.5%), xenarthra (armadillos) e insectívoros (1.3%, cada uno), filófagos (perezosos) y vermilinguas (hormigueros; 0.9%, cada uno), perisodáctilos (0.6%), y paucituberculata, lagomorfos y sirénidos (0.4%, cada uno).

Esta elevada diversidad se refleja tanto en el número de categorías taxonómicas superiores (órdenes y familias) como en el número de especies por grupo. Por ejemplo, *Artibeus*, un género de murciélago frugívoro y *Proechimys*, un género de rata

Cuadro 1. Diversidad de los mamíferos en Colombia. F = Familia, G = Género, GP = Géneros posibles, E = Especies, EE = Especies endémicas, EP = Especies posibles.

Órdenes	F	G	GP	E	EE	EP
Didelphimorphia	1	13	—	34	2	5
Paucituberculata	1	1	—	2	—	—
Phyllophaga	2	2	—	4	—	1
Cingulata	1	3	—	6	—	—
Vermilingua	1	3	—	4	—	—
Insectivora	1	1	—	5	2	1
Chiroptera	9	64	3	178	—	9
Primates	2	12	—	29	3	2
Carnivora	7	27	—	33	—	1
Cetacea	5	19	—	27	—	1
Sirenia	1	1	—	2	—	—
Perissodactyla	1	1	—	3	—	—
Artiodactyla	2	5	—	7	—	—
Rodentia	11	47	1	135	21	17
Lagomorpha	1	1	—	2	—	—
TOTAL	46	200	4	471	28	37

espinosa, están representados cada uno con por lo menos 11 especies. Igual que para otros grupos biológicos, Colombia podría ser considerada como el centro de diversidad para muchos mamíferos. De las cuatro especies de dantas (*Tapiridae*) en el mundo, tres son residentes y las cuatro especies vivientes de osos hormigueros (*Myrmecophagidae*) se encuentran en el país.

Colombia se encuentra entre los doce países megadiversos del mundo, debido a que posee cerca del 10% de la biota mundial (McNelly *et al.*, 1990), no sólo en especies animales sino también vegetales. En la región Neotropical ocupa el tercer lugar en número total de especies de mamíferos, después de Brasil (565 especies; Alho *et al.*, este volumen) cuyo territorio es casi siete veces mayor y México (522 especies; Ceballos *et al.*, este volumen). Es interesante mencionar, además, que su riqueza de mamíferos está por encima del Perú (452 especies; Pacheco, este volumen), aunque Colombia representa sólo el 87% del área total de

ese país y supera, también, a Argentina (356 especies; Ojeda *et al.*, este volumen) cuyo territorio es dos veces mayor. En cuanto al número total de especies, esta cifra posiciona a Colombia cuarto a nivel mundial, después de Brasil, Indonesia (515 especies; McNelly *et al.*, 1990) y México.

Endemismos

El endemismo de mamíferos en Colombia es relativamente bajo a nivel de especies y nulo a niveles superiores de la jerarquía taxonómica (cuadro 1). De las 29 especies endémicas, la mayoría (22 especies, 75.9% del total) son roedores, seguidos por primates, marsupiales e insectívoros. Es interesante el hecho de que entre los murciélagos (el grupo más diverso) no hay ninguna especie cuya distribución sea limitada al territorio del país. Debido al estado insuficiente del conocimiento de la taxonomía de algunos grupos y la distribución de muchas especies, estos resultados representan apenas una primera aproximación y, por consiguiente, deben tomarse con cautela.

En relación con otros grupos de vertebrados, el endemismo en mamíferos es mayor que en aves, grupo que sólo alcanza el 4.5% (64 especies, Hilty y Brown, 1986; 80 spp., L. G. Naranjo, com. pers.), pero menor que en anfibios y reptiles. Se estima que el endemismo es alrededor del 50% en ambos grupos (Dixon, 1979; Duellman, 1979; Lynch, 1979).

Entre las especies endémicas de mamíferos, tres se concentran al norte en la Sierra Nevada de Santa Marta y otras tres en el área de la Serranía de La Macarena, zonas aisladas ecológicamente. Otras se encuentran en la porción central del país, abarcando los tres ramales andinos y los valles de los ríos Cauca y Magdalena, que coincide en gran parte con la distribución de las áreas de concentración de aves endémicas (Van Velzen, 1992). Cuatro especies de mamíferos colombianos se conocen solamente de la localidad típica (*Gracilinanus longicaudus*, *Marmosops handleyi*, *Oryzomys gorgasi* y *Oryzomys intectus*).

Un resultado con implicancia para la conservación de los mamíferos de Colombia es la baja correspondencia entre las áreas de alta diversidad y de alto endemismo, como fue señalado en México por Ceballos y Rodríguez (1993). En el territorio colombiano, este fenómeno se debe a que la mayoría de las especies endémicas son roedores con áreas de distribución muy pequeñas o poco conocidas. Por otro lado, las especies en el oriente y sur tienden a tener mayores rangos de distribución, con el resultante bajo nivel de endemismo que se observa en estas zonas.

Masa corporal

La masa corporal aproximada se obtuvo, principalmente, con base en información de los ejemplares de la Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle. Se calculó el peso promedio de diez ejemplares adultos para cada especie. Para las especies no representadas en la colección, se tomó el 85% del peso máximo presentado por diferentes autores (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Hernández-Camacho y Defler, 1985; Nowak, 1991). Para comparar la frecuencia de distribución de la masa corporal entre las especies endémicas y no endémicas, se construyó un histograma utilizando categorías de masa corporal en escala logarítmica en base 2 para ambos grupos (Brown y Nicoletto, 1991). Las especies de mamíferos acuáticos (cetáceos, pinípedios y manatíes) representan un 7.1% del número total de las especies de mamíferos del país y no se consideran en el análisis (Fig. 2).

La mayoría de los mamíferos de Colombia (54.4%) son de talla pequeña (≤ 128 g), incluyendo principalmente marsupiales, roedores, murciélagos, insectívoros y por lo menos una especie de carnívoro (*Mustela felipei*). Las especies más pequeñas (≤ 8 g) representan el 8.8% y son principalmente murciélagos. Las especies de tamaño intermedio (128 a 16,384 g), representan el 32.8% y son carnívoros, lagomorfos, cingulados, tardígrados, vermilinguos, primates y algunos roedores. Los mamíferos de mayor talla (16.5 kg hasta 500 kg) son el 3.9% e incluyen tapíres (*Tapirus* spp), venados (*Odocoileus virginianus* y *Mazama* spp), el oso (*Tremarctos ornatus*), el chigüiro o capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) y algunos gatos como el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*).

El tamaño promedio de las especies endémicas es notablemente menor que el de las no endémicas ($t = 6.8$; $p < 0.01$) y en ambos grupos existe una gran variación de tallas. La masa corporal promedio de las especies endémicas es de 254 g (*d.e.* $\pm$ 295). Estas presentan un rango que va desde las especies más pequeñas como las musarañas del género *Cryptotis*, cuyo peso está alrededor de los 10 g hasta las de mayor masa como el puerco espín pardo *Sphiggurus vestitus*, que puede pesar cerca de 1,300 g. El promedio de las especies no endémicas es de 5,700 g (*d.e.* $\pm$ 29,576).

Categorías tróficas

Para clasificar a las especies de acuerdo con el tipo de alimentación, se utilizaron nueve categorías generales: omnívoros, insectívoros, frugívoros, nectarívoros, folívoros, granívoros, herbívoros, carnívoros y hematófagos. Se utilizó la información básica sobre dieta presentada por Eisenberg (1989), Gardner (1977), Nowak

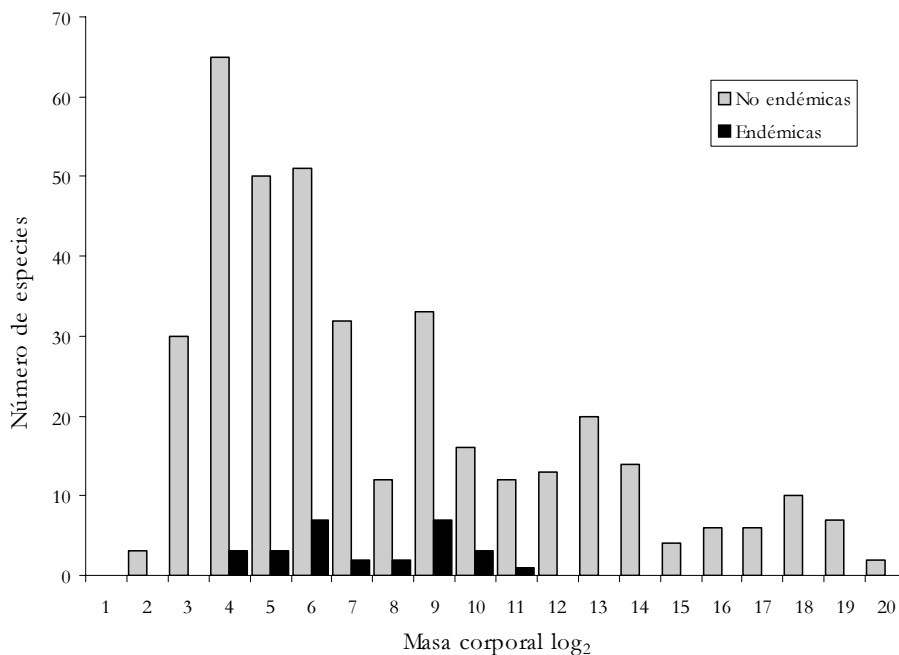


Figura 2. Masa corporal (en g) de las especies endémicas y no endémicas de mamíferos de Colombia. Los rangos utilizados en escala logarítmica (base 2) van desde 2 g (categoría 1) hasta más de 524 kg (categoría 20).

(1991) y Reichman y Price (1993). Con el fin de comparar las especies endémicas y no endémicas, se construyó un histograma de frecuencias, utilizando una escala porcentual del número de especies por categoría.

La categoría trófica con mayor diversidad de mamíferos colombianos fue la de omnívoros con 113 especies (29.4%; Fig. 3). Esto es de esperar si se tiene en cuenta la gran diversidad de didelfimorfios, roedores y murciélagos con que cuenta el país. La segunda categoría trófica en orden de importancia fue la de los insectívoros, con 92 especies (23.9%), entre los que se encuentran los osos hormigueros y un gran número de murciélagos. Siguen los frugívoros con 87 especies (22.6%), los carnívoros con 36 especies (9.4%), los herbívoros con 26 especies (6.8%) y los nectarívoros con 18 especies (4.7%). Finalmente, las categorías con menor número

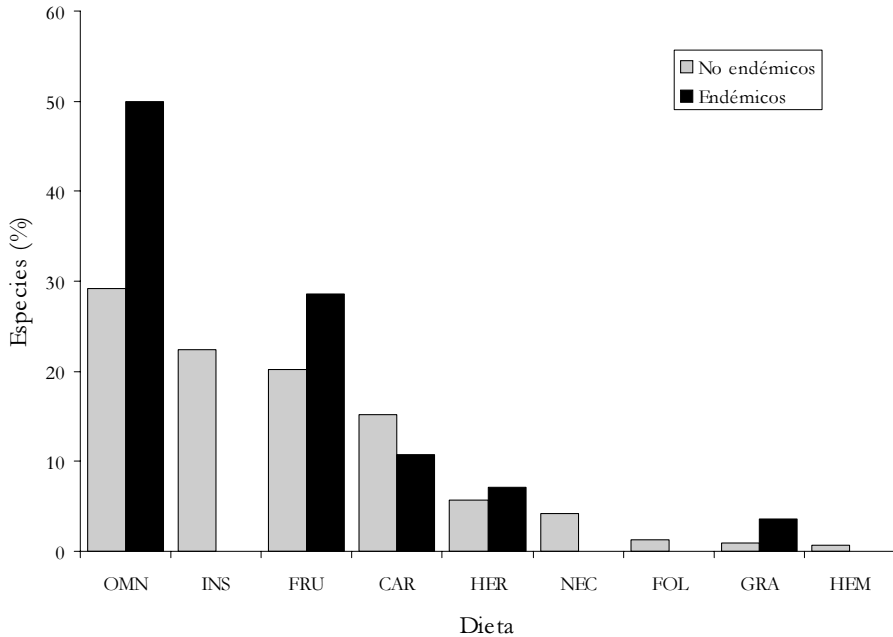


Figura 3. Categorías tróficas de los mamíferos endémicos y no endémicos de Colombia. OMN = omnívoro; INS = insectívoro; FRU = frugívoro; CAR = carnívoro; HER = herbívoro; NEC = nectarívoro; FOL = folívoro; GRA = granívoro; HEM = hematófago.

de especies fueron los folívoros con 5 especies (1.3%) que incluye a perezosos y algunos primates, los granívoros con 4 especies (1.0%) representados por los roedores heterómidos, y los murciélagos hematófagos, con 3 especies (0.8%).

Sólo cinco de las categorías se encuentran representadas en las especies endémicas: omnívoros, carnívoros, herbívoros, frugívoros y granívoros. Cerca de la mitad (15 especies, 51.7%) de las especies endémicas se clasifican como omnívoros; le siguen en importancia los frugívoros (7 especies, 24.1%), los carnívoros (3 especies, 10.3%), los herbívoros (3 especies, 10.3%) y los granívoros (1 especie, 3.4%).

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

Colombia se sitúa completamente dentro de la región Neotropical, aunque diferentes autores han reconocido distintas subclasificaciones zoogeográficas para el país. Sclater y Sclater (1899) afirmaron que en el territorio colombiano sólo se encuentra representada una subregión, la Guyano-Brasileña. Hershkovitz (1958) reconoció una subregión (la Brasileña), que ocupa casi la totalidad de las tierras bajas del país y que incluye la Provincia Centroamericana representada por la zona del Chocó biogeográfico. Las subdivisiones propuestas por Koopman (1976, 1982) para la quiropterofauna, incluyen cuatro subregiones y este autor no reconoce la subregión Patagónica como parte del territorio colombiano, sino que introduce una nueva subdivisión y la denomina "Laderas orientales de los Andes del norte". En su estudio, separa los territorios de los llanos orientales, la planicie costera del Caribe y los valles interandinos en una subregión aparte, la de "la costa norte e islas", además de que asciende la zona del Chocó a la categoría de subregión. El mérito de estos trabajos pioneros está en que las divisiones geográficas que se proponen están basadas en la teriofauna que los caracteriza.

En el presente trabajo, debido a la falta de información más precisa, reconocemos tres grandes divisiones (Fig. 1), básicamente, las mismas propuestas por Dixon (1979), Duellman (1979) y Lynch (1979), para grupos de anfibios y reptiles. Estas divisiones son: 1) la zona cis-andina que comprende los bosques de la Amazonía, los llanos orientales y la porción norte (costa caribeña) del país; 2) la zona trans-andina que está compuesta por las tierras bajas de la ladera occidental de los Andes (Chocó biogeográfico), que se extiende hasta el Ecuador y América Central; y 3) la zona andina. Para esta última, Vuilleumier (1986) encontró que en las aves se puede notar una gran afinidad de la fauna de los Andes de Colombia con la avifauna característica de la ya propuesta Sub-región Patagónica de Sclater y Sclater (1899) y de Hershkovitz (1958). Esto dejaría abierta la posibilidad de incluir los Andes de Colombia (o por lo menos sus páramos) en la Sub-región Patagónica.

De las 49 familias que conforman la teriofauna colombiana, 16 provienen históricamente de Norteamérica (Hershkovitz, 1958). Por lo menos cuatro tienen importancia desde el punto de vista biogeográfico, debido a la distribución que presentan a nivel continental en América del Sur. La presencia de *Sciuridae* sólo en la mitad norte (a partir de los 30° grados sur), de *Heteromyidae* en las tierras bajas e intermedias de Colombia, Ecuador, Venezuela y Trinidad, de *Soricidae* en los Andes de Colombia, Venezuela y Ecuador, y de *Geomyidae* sólo en la parte nor-occidental de la costa pacífica de Colombia, ilustran el papel que juega Colombia

como filtro para el intercambio faunístico a nivel intercontinental, especialmente en el Geosinclinal de Bolívar (Alberico, 1990; Hershkovitz, 1972).

Patrones de distribución

Para examinar los patrones geográficos de diversidad se recopiló información bibliográfica y de museos sobre distribución geográfica de las especies no marinas. El área de distribución de cada especie se obtuvo superponiendo sobre un mapa del país transparencias de la mejor combinación posible lograda a partir de los mapas de distribución presentados para cada una de ellas por diferentes autores (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Hernández-Camacho y Cooper, 1976; Hershkovitz, 1960, 1977, 1983, 1992; Koopman, 1982; Patton, 1987; Woodman, 1996). Este método probablemente sobreestima el rango geográfico de muchas especies.

Para los análisis detallados, sólo se incluyeron las especies que tienen su distribución dentro del territorio nacional y cuya presencia está comprobada, excluyéndose las especies de ocurrencia probable. Con el fin de detectar patrones longitudinales y latitudinales de la riqueza total y de especies endémicas, los mapas de distribución de las especies se sobrepusieron en un mapa de Colombia dividido en 131 cuadrantes de un grado por lado. Se registró el número total de especies y el número de especies endémicas por cuadrante, siguiendo la metodología utilizada por Ceballos y Navarro (1991).

Aunque el rango latitudinal de Colombia es relativamente amplio (desde los 12° de latitud norte hasta los 4° de latitud sur), no presenta ninguna tendencia latitudinal en cuanto al número de especies de mamíferos (Fig. 4). El promedio de especies por cuadrante fue de 165, con un mínimo de 98 especies en el cuadrante A8 que corresponde a una pequeña porción en la costa norte del departamento de la Guajira, hasta un máximo de 227 especies en el cuadrante K5 que comprende porciones de dos cordilleras (Central y Oriental) y la porción alta del valle interandino del río Magdalena, donde se encuentran los departamentos de Caquetá, Cauca, Huila, y Meta.

Colombia cuenta con sólo 28 especies endémicas de mamíferos (cuadro 2), de las cuales 21 (75.9%) pertenecen al orden Rodentia, tres al orden Primates (10.7%), dos al orden Insectivora y dos marsupiales del orden Didelphimorphia (6.8%, cada uno). De las 28 especies endémicas, cuatro (14.3%) sólo se conocen de la localidad típica, lo que demuestra la pobreza del conocimiento actual. Tres especies (cerca del 10%) presentan una distribución restringida a los cuadrantes de la Sierra Nevada de Santa Marta, un macizo volcánico aislado en la costa del Caribe.

Cuadro 2. Especies de mamíferos endémicas de Colombia. Las especies para las cuales sólo se incluye la localidad típica, no han sido registradas en otras áreas. Abreviatura: ?= falta de información o problemas con su sistemática.

Especie	Distribución general
<i>Gracilinanus longicaudus</i>	Los Micos, San Juan de Arama 3° 20' N; 73° 53' O, Departamento del Meta, 396 msnm.
<i>Marmosops handleyi</i>	9 km S Valdivia 7° 11' N; 75° 27' O, Departamento de Antioquia, 1,400 msnm.
<i>Cryptotis colombiana</i>	Sonsón, 15 km oriente del río negrito, Antioquia, 1,750 msnm.
<i>Cryptotis squamipes</i>	Entre 1,800-3,200 en la Cordillera Occidental.
<i>Saguinus leucopus</i>	Bajo río Cauca, Norte de Colombia.
<i>Saguinus oedipus</i>	Bajo río Sinú, Norte de Colombia.
<i>Aotus brumbacki</i>	Oriente de los departamentos de Boyacá y Meta?
<i>Microsciurus santanderensis</i>	Banda occidental de la Cordillera Oriental desde el Departamento de Santander hasta el norte del Departamento de Cundinamarca? entre 100-1,000 msnm?
<i>Sciurus pucheranii</i>	Andes de Colombia, 2,000-3,000 msnm?
<i>Orthogeomys thaeleri</i>	Andén del pacífico, desde Bahía de Cupica hasta Cabo Corrientes, hasta 200 msnm?
<i>Aepeomys fuscatus</i>	Cordilleras Occidental y Central, 1,500-2,200 msnm.
<i>Akodon affinis</i>	Cordillera Occidental y porción sur de la Cordillera Central, 1,600-3,000 msnm.
<i>Nectomys magdalenae</i>	Tierras bajas, junto al río magdalena, en el occidente de Cundinamarca.

Cuadro 2. Continuación...

Especie	Distribución general
<i>Oryzomys gorgasi</i>	Departamento de Antioquia, cuenca del Atrato, Loma Teguerre, frente a Sautatá (Chocó), 7° 54' N; 77° O, 1 msnm.
<i>Oryzomys intectus</i>	Santa Elena, 8 km al oriente de Medellín, Departamento de Antioquia, 2,400 msnm.
<i>Rhipidomys caucensis</i>	Cordillera Occidental, hasta 2,500 msnm?
<i>Thomasomys bombycinus</i>	Cordillera Occidental, hasta 3,700 msnm?
<i>Thomasomys monochromos</i>	Restringido a la Sierra Nevada de Santa Marta?
<i>Thomasomys niveipes</i>	Cordillera Oriental, departamentos de Cundinamarca y Boyacá >2,900 msnm.
<i>Zygodontomys brunneus</i>	Valles interandinos: Magdalena, Cauca, Patía, Dagua.
<i>Coendou vestitus</i>	Porción norte de la Cordillera Oriental?
<i>Olallamys albicauda</i>	Cordilleras Central y Oriental, 1,600-2,900 msnm.
<i>Diplomys caniceps</i>	Bajo río Cauca, al norte del departamento de Antioquia?
<i>Diplomys rufodorsalis</i>	Por debajo de 1,000 msnm, en el Nor-Oriente?
<i>Proechimys chrysaeolus</i>	Valle del río Magdalena.
<i>Proechimys magdalenae</i>	Margen occidental del río Magdalena?
<i>Proechimys mincae</i>	Debajo de 500 msnm en la Sierra Nevada de Santa Marta.
<i>Proechimys oconnelli</i>	Llanuras al Oriente de la Cordillera Oriental?

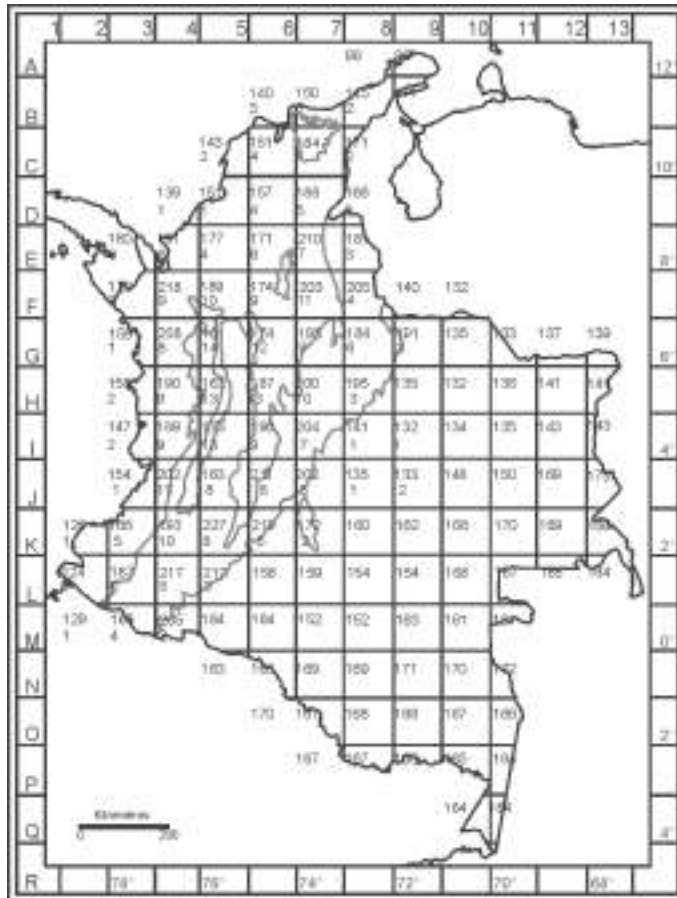


Figura 4. Distribución de los mamíferos de Colombia en cuadrantes de un grado por lado. En cada cuadrante se indica el número total de especies (arriba) y el número de especies endémicas (abajo).

Las demás especies endémicas, se concentran (cinco o más especies endémicas por cuadrante) en 30 (22.9%) de los 131 cuadrantes utilizados para el análisis. Esto indica que hay zonas del país donde coinciden las áreas de distribución de varias especies endémicas (Fig. 4). La zona donde se presenta un mayor número de especies endémicas (14 especies) incluye dos ramales cordilleranos (Occidental y

Central) y el valle interandino del río Cauca y corresponde, básicamente, a la porción central del departamento de Antioquia.

En Colombia, la mayoría de las especies endémicas se encuentran aisladas por diferencias climáticas y no por barreras geográficas. Estas especies se caracterizan por tener períodos generacionales cortos y camadas grandes (i.e., Muridae) o una vagilidad reducida (i.e., Geomyidae), con poblaciones aisladas (Gómez-Laverde *et al.*, 1997). Probablemente, las poblaciones se diferenciaron debido a la pérdida de flujo genético, condiciones que inicialmente fueron facilitadas por el aislamiento y el pequeño tamaño de la población fundadora, como posiblemente ocurrió entre las especies de *Saguinus* y de *Aotus* (Hershkovitz, 1977, 1983).

Especies insulares

Colombia cuenta con varias islas e islotes oceánicos en el mar Caribe (Archipiélago de San Andrés y Providencia), además de una isla oceánica y una isla continental en el Pacífico (Malpelo y Gorgona). Sin embargo, el país no cuenta con especies endémicas de mamíferos en su territorio insular, quizás por la proximidad de las islas a la zona continental. La cercanía de San Andrés y Providencia a Centroamérica no ha permitido la diferenciación de su teriofauna, que consiste sólo de cinco especies de quirópteros. La relevancia de este aspecto radica en que las especies que se encuentran en Providencia tienen sus parientes más cercanos en las Antillas Mayores, como es el caso de *Natalus micropus* y *Artibeus jamaicensis jamaicensis*, sin que éstas alcancen San Andrés, mientras *Artibeus jamaicensis coryi* vive en San Andrés y su origen se supone centroamericano, sin alcanzar Providencia (Hernández-Camacho *et al.*, 1992).

La Isla Gorgona, en el Pacífico colombiano, cuenta con cuatro especies de mamíferos no voladores y 14 especies de murciélagos representantes de 12 géneros (Alberico, 1986, 1987; Cadena *et al.*, 1990). Entre las especies mayores se encuentra una rata espinosa (*Proechimys semispinosus gorgonae*), un mico cariblanco (*Cebus capucinus*), un perezoso (*Bradypus variegatus gorgon*) y un guatín o ñeque (*Dasyprocta punctata pandora*), esta última subespecie recientemente extinta.

CONSERVACIÓN

El estado de la conservación de los mamíferos del país se obtuvo principalmente con base en los libros rojos de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza UICN (Baillie y Groombridge, 1996; Thornback y Jenkins, 1982), la lista de especies en peligro presentada por Rodríguez-Mahecha *et al.* (1986) y la

Convención Internacional sobre el Comercio de Especies en Peligro, CITES (Kees, 1992). Se elaboró una tabla sobre el estado actual de conservación de los mamíferos, utilizando las categorías que establece la UICN. Estas comprenden a especies fuera de riesgo, frágiles o raras, amenazadas o vulnerables, en peligro de extinción y extintas o extirpadas.

En el cuadro 3 se presenta una visión conservadora de las especies de mamíferos colombianos posiblemente más sensibles a procesos de extinción, basada en las fuentes citadas. Se encontró un total de 44 especies colombianas con algún grado de vulnerabilidad y una especie extinta, la foca monje (*Monachus tropicalis*) y una subespecie extinta. Los órdenes afectados son Carnívora, Primates, Cetacea, Perissodactyla, Artiodactyla, Rodentia, Sirenia, Cingulata, Chiroptera y Vermilingua. En el listado de CITES (Kees, 1992), se contemplan 24 especies en el Apéndice I (en peligro) y 10 especies en Apéndice II (vulnerables). Además, se encontraron seis especies sin ninguna categoría o comentario, dos especies en el Apéndice III para países vecinos en Centroamérica, como es el caso de *Bassaricyon gabbii* en Costa Rica y de *Odocoileus virginianus* para Guatemala y una especie (*Coendou vestitus*) considerada extremadamente rara y que además es endémica de Colombia.

Es importante anotar que CITES incluye todas las especies de los órdenes Primates y Cetacea y aquellas de la familia Felidae en alguno de sus apéndices. En el cuadro 3 no aparecen todas estas especies ya que no todas están mencionadas en las demás fuentes. Por otra parte, es probable que haya mayor riesgo en las subespecies, pero nuestro estado de conocimiento es muy deficiente y no permite hacer generalizaciones.

Existe una ignorancia casi absoluta acerca de la ecología, hábitos, hábitats y demás aspectos de la biología de la mayoría de las especies endémicas. Aparentemente, sólo en el caso de los primates se ha trabajado más o menos continuamente desde el trabajo de Hernández-Camacho y Cooper (1976; Apéndice 1). Sin embargo, es necesario reconocer los esfuerzos recientes que se están desarrollando para con otros grupos, como es el caso de los cetáceos (Apéndice 2). Todo esto hace que sea un trabajo bastante difícil establecer categorías de riesgo para la mayoría de grupos. Lo único que se puede afirmar razonablemente es que todo el grupo de las especies endémicas se podría encontrar en peligro de extinción ya que la destrucción y fragmentación de los hábitats en el país es muy acelerada.

Como en otros países, las amenazas principales a la supervivencia de los organismos se encuentran estrechamente relacionadas con las actividades humanas. Por ello actividades que conllevan a la sobreexplotación de recursos, o la

Cuadro 3. Lista de las especies colombianas consideradas con algún grado de vulnerabilidad a la extinción. Fuentes: CITES=Kees, 1992. Procarn=Rodríguez-Mahecha *et al.*, 1986. UICN=Baillie y Groombridge, 1996. Abreviaciones: I=En peligro; II=Vulnerable. X=Especie que presenta algún grado de riesgo. V=Vulnerable; R=Rara; E=En peligro; I=Indeterminada; K=Pobremente conocida.

Especie	CITES	PROCAM	UICN
XENARTHRA			
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	II	X	V
<i>Priodontes maximus</i>	I	X	V
CHIROPTERA			
<i>Leptonycteris curasoae</i>	—	—	V
PRIMATES			
<i>Callimico goeldii</i>	I	—	R
<i>Saguinus leucopus</i>	I	X	E
<i>Saguinus oedipus</i>	I	X	E
<i>Aotus brumbacki</i>	II	—	V
<i>Aotus lemurinus</i>	II	X*	
<i>Ateles belzebuth</i>	II	—	V
<i>Ateles fusciceps</i>	II	—	V
<i>Ateles geoffroyi</i>	I	—	V
<i>Ateles paniscus**</i>	II	X	—
<i>Lagothrix lagotricha</i>	I	X	V
<i>Cebus albifrons</i>	II	X	—
<i>Cacajao calvus</i>	I	—	—
<i>Cacajao melanocephalus</i>	I	—	E
CARNIVORA			
<i>Atelocynus microtis</i>	—	X	K
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	—	X***	—
<i>Speothos venaticus</i>	I	X	V
<i>Tremarctos ornatus</i>	I	X	V
<i>Bassaricyon gabbii</i>	III		I
<i>Nasuella olivacea</i>	—	—	K
<i>Lontra longicaudis</i>	I	X	—
<i>Pteronura brasiliensis</i>	I	X	V
<i>Mustela africana</i>	—	—	I

Cuadro 3. Continuación...

Especie	CITES	PROCAM	UICN
<i>Mustela felipei</i>	—	—	E
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	I	—	—
<i>Leopardus pardalis</i>	I	—	—
<i>Leopardus tigrinus</i>	I	—	K
<i>Leopardus weidii</i>	I	—	K
<i>Panthera onca</i>	I	X	—
CETACEA			
<i>Balaenoptera musculus</i>	I	X	—
<i>Megaptera novaeangliae</i>	I	X	—
<i>Sotalia fluviatilis</i>	I	—	K
<i>Inia geoffrensis</i>	II	—	V
SIRENIA			
<i>Trichechus manatus</i>	I	X	V
<i>Trichechus inunguis</i>	I	X	V
PERISSODACTYLA			
<i>Tapirus bairdii</i>	I	X	V
<i>Tapirus pinchaque</i>	I	X	E
<i>Tapirus terrestris</i>	II	X****	—
ARTIODACTYLA			
<i>Odocoileus virginianus</i>	—	X*****	—
<i>Pudu mephistophiles</i>	II	X	I
RODENTIA			
<i>Coendou vestitus</i>	—	X	—
<i>Dinomys branickii</i>	—	—	E

*Hace referencia a las subespecies *A. l. lemurinus* y *A. l. griseimembra*.

**PROCAM (Rodríguez-Mahecha *et al.*, 1986) incluye a *Ateles paniscus hybridus*, considerada como un sinónimo de *Ateles belzebuth hybridus* según Wilson y Reeder (1993).

*** Esta especie no aparece tratada en ninguna otra lista, básicamente debido a que aún existen dudas sobre su presencia en el territorio nacional.

**** PROCAM. Hace referencia a la subespecie *Tapirus terrestris colombianus*.

***** Hace referencia a las subespecies *Odocoileus v. goudoti* y *O. v. tropicalis*.

perturbación de los hábitats, pueden causar una reducción del número efectivo de taxa que habitan el territorio nacional.

Sobreexplotación

Este es uno de los factores principales que resultan en la reducción de poblaciones nativas a corto, mediano o largo plazo. Según McNelly *et al.* (1990) y Ceballos y Navarro (1991), se consideran actividades relacionadas con la sobreexplotación, la cacería comercial y de subsistencia, el comercio de animales o sus productos y la eliminación de depredadores y otras especies consideradas plagas.

Cacería comercial y tráfico

Esta actividad afecta particularmente a los animales grandes o aquellos animales cuya piel es apreciada por su belleza. Ceballos y Navarro (1991) atribuyen a este tipo de uso de los recursos, la extinción de la foca monje del Caribe (*Monachus tropicalis*) y Nowak (1991) registra la muerte de por lo menos 30,000 individuos de la nutria (*Lontra longicaudis*) cada año a principios de los años 70's, sólo en Colombia y Perú. Por otro lado, la comercialización de productos como la carne (vendida seca, ahumada o salada) es un serio problema en ciertas áreas. Un ejemplo claro de esta situación es el registro sobre la matanza y explotación de 65,000 manatíes en el Amazonas colombiano en 1959 (Cortés *et al.*, 1994), obedeciendo a una supuesta demanda de este producto en el mercado europeo. En lo referente a los demás productos y subproductos, se estima que el comercio legal de especies existente en la Amazonía colombiana en 1972 incluyó 63,300 pieles de *Tayassu tajacu*, 20,000 de *Tayassu pecari*, 20,000 de tigrillo (sin aclarar cuál de las tres especies posibles), 4,800 de venados, 3,500 de chigüiro (*Hydrochaeris hydrochaeris*), 3,500 de tigre mariposo (*Panthera onca*) y 3,500 de nutria (*Lontra longicaudis*; PRORADAM, 1979). En otras áreas del país, el problema se extiende a otras especies como los osos (*Tremarctos ornatus*), guaguas (*Agouti* spp.), guatines (*Dasyprocta* spp.), el "perro de monte" (*Potos flavus*), dantas (*Tapirus* spp.) y venados (*Mazama* spp., *Odocoileus virginianus*). Todas estas especies son frecuentemente cazadas por colonos o grupos indígenas con fines de subsistencia y para proveer restaurantes.

El comercio de especies como mascotas o para su uso en la investigación biomédica es otro problema que afronta la fauna del país. Sobre este particular, Mack y Eudey (1984; citados por Alderman, 1989) presentan datos en los que Colombia exportó sólo hacia los EUA, 138,619 primates entre 1964 y 1974. Entre 1971 y 1974

se comercializaron por lo menos 19 especies de este grupo, incluyendo 200 *Cebuella pygmaea*, 6,600 *Saguinus*, 10,000 *Saimiri sciureus*, 6,100 *Aotus*, 100 *Callicebus*, 5,700 *Cebus*, 1,700 *Ateles* y 600 *Lagothrix lagotricha*. Hernández-Camacho y Cooper (1976) estimaron que entre 30,000 y 40,000 ejemplares de *Saguinus oedipus* se exportaron en un período de 10-15 años. Según datos presentados por Cortés *et al.* (1994), entre 1964 y 1980, Colombia y Perú aportaron el 90% de los primates que llegaron al comercio interno de los EUA. Más recientemente, Bodmer *et al.* (1993) estimaron que en el área de la Amazonía nor-oriental peruana se puede llegar a cazar entre 40,000-200,000 primates en un lapso de 10 años para ser utilizados como alimento.

Uso de venenos

El uso de venenos en contra de especies consideradas plaga no se estima un problema extendido. El conflicto es resultado secundario de algunas prácticas de la actividad minera y, más recientemente, como consecuencia del uso intensivo y extensivo de defoliantes como el Glifosato, en un esfuerzo gubernamental para erradicar los cultivos ilícitos como marihuana, coca y amapola. Las consecuencias de su uso son de carácter impredecible y los efectos sobre los organismos que viven naturalmente en esas áreas nunca han sido evaluados (Castaño-Urbe, 1993).

Dstrucción de hábitat

Al igual que en otros países de América Latina, las altas tasas de destrucción y modificación de los hábitats se relacionan principalmente con las actividades agropecuarias y con la explotación de recursos forestales. Colombia tiene cerca de 500,000 km² de cubierta boscosa (McNelly *et al.*, 1990; Pombo, 1989). Sin embargo, estimaciones más conservadoras hablan de solamente 364,000 km² de bosque virgen (Hernández-Camacho y Defler, 1985).

Según Castaño-Urbe (1990), mientras la vocación agrícola del territorio es del 12.7%, sólo se utiliza el 4.7% para este fin. En cambio, aunque sólo el 16.8% del territorio es apto para la ganadería, el uso actual es de 35.1% del territorio. El uso inadecuado de los suelos, sumado a una tasa de deforestación entre 1.8% (McNelly *et al.*, 1990) y 2.8% anual (Pombo, 1989), es decir, 6,000-7,000 km²/año (Castaño-Urbe, 1990), dan como resultado la pérdida irremediable de la diversidad y por ende del patrimonio biótico del país. Se estima, además, que de 400 especies maderables con potencial para ser explotadas en la selva húmeda, sólo se aprovechan unas 40 y más del 70% del recurso se desperdicia antes de llegar al aserradero (Castaño-Urbe, 1990).

Otro punto que merece ser considerado es el antagonismo que se presenta entre las llamadas obras de desarrollo y las estrategias de conservación. En Colombia no es raro encontrar proyectos para la construcción de carreteras, líneas de oleoductos o de represas hidroeléctricas (con la consecuente colonización y fragmentación de los hábitats), que cruzan, inundan e incluso dividen áreas de interés para la conservación, como son los Parques Nacionales Naturales (P.N.N.). Sobre este particular, cabe mencionar los proyectos de la carretera Buga-Chaparral que pasa muy cerca del P.N.N. de Las Hermosas, la carretera de la costa entre Tumaco y Esmeraldas (Ecuador), la carretera panamericana, y el propuesto canal interoceánico Atrato-Truandó, que cruzan el P.N.N. de los Katíos (Garcés-Guerrero y De la Zerda-Lerner, 1994). Además, la construcción de por lo menos siete carreteras intermunicipales menores, en adición a la carretera Sácama-La Cabuya (afluente de la marginal de la selva) dentro del P.N.N. El Cocuy (Andrade *et al.*, 1991), la carretera marginal de la selva que uniría las ciudades de Mocoa, en el Putumayo, con Saravena, en el departamento del Arauca, destruyendo una gran faja boscosa en el pie de monte andino, en la ladera oriental de la Cordillera Oriental.

En el caso de los embalses hidroeléctricos, están programados o en ejecución proyectos en algunas áreas importantes para fines de conservación. Es el caso de la represa sobre el río La Miel, que inundaría una gran porción del valle del río La Miel, y Arrieros del Micay, inundará una vasta área del pie de monte andino de la Cordillera Occidental muy cerca del P.N.N. Munchique (Inderena, 1992; citado por Acevedo, 1994). Por otra parte, los proyectos Urrá I y II inundarán 90,000 ha y 68,000 ha respectivamente, sobre la zona de tierras bajas que protege el P.N.N. de Paramillo. Esto significa que se inundará un 15% de las tierras bajas de dicho Parque, zona conformada en su mayor parte por bosques primarios y secundarios (Cerquera, 1985, citado por Rylands *et al.*, 1993a), que constituyen el hábitat de la especie endémica y en peligro de extinción *Saguinus oedipus*.

Es necesario mencionar, además, que el establecimiento de las áreas protegidas no es sinónimo de protección. Muchos parques aún tienen problemas de colonización, debido a la incapacidad de sus administradores para prevenir prácticas ilegales como la cacería o la extracción maderera (Alderman, 1989). Por ejemplo, se estima que más del 50% del área del P.N.N. La Macarena ha sido destruido por colonos (Hernández-Camacho y Defler, 1985). Cerca del 80% del área enmarcada dentro del P.N.N. El Cocuy presenta problemas de tenencia de tierras y existe acción de reclamo sobre ellas (Andrade *et al.*, 1991). Aparentemente, sólo el 14% de las áreas protegidas parecen no tener los problemas que aquejan a las demás. Dentro de tales conflictos la mayor relevancia la tienen la presencia de

indígenas en la zona (58%), la deforestación (42%), colonización (21%), cultivos ilícitos (14%), vías (12%) y, en menor escala, los ya mencionados de caza, minería, asentamientos no nativos, hidroeléctricas, químicos, contaminación y orden público (guerrilla). Esto hace necesaria una inmediata acción en pro de las áreas protegidas ya existentes.

Implicaciones para la conservación

En las últimas décadas, la conciencia por la conservación empezó a despertar en los investigadores y sólo hasta ahora parece haber llegado a interesar a los gobiernos, quienes son en última instancia los principales implicados en el serio compromiso que ella conlleva. En Colombia, en los últimos años parece haber empezado a desarrollarse un interés real por preservar el patrimonio biótico que aún posee.

A principios de la década de los 80's, 25 de las especies de mamíferos de Colombia estaban catalogadas con algún grado de riesgo de extinción. Así, 19 eran vulnerables, sobre tres de ellas no había suficiente información y se las consideró indeterminadas, una era poco conocida, una rara y sólo una estaba en inminente peligro de extinción (Thornback y Jenkins, 1982). En años posteriores, el entonces Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables (INDERENA) publicó otro listado de especies en peligro, sin utilizar las categorías de UICN, pero considerando 10 especies adicionales. Entre éstas se contaban dos especies de cetáceos, dos carnívoros, un tapir, un venado, tres micos y el único puerco espín endémico (Hernández-Camacho *et al.*, 1992; Rodríguez-Mahecha *et al.*, 1986). Más recientemente, la UICN publicó su listado (Baillie y Groombridge, 1996), en el que se incluyen 30 especies colombianas, dentro de las cuales 14 siguen siendo consideradas Vulnerables, seis como Pobremente Conocidas, tres como Indeterminadas, una como Rara y seis en Peligro de Extinción. Esta última cifra incluye tres especies (*Saguinus leucopus*, *Cacajao melanocephalus* y *Tapirus pinchaque*) cuyo status empeoró al punto de pasar de ser consideradas Vulnerables a en Peligro de Extinción (cuadro 3).

A nuestro criterio, es necesario seguir tratando especies como *Cacajao calvus*, *Leopardus pardalis*, *Herpailurus yagouaroni* y *Panthera onca* con un elevado nivel de vulnerabilidad, aunque en el mencionado informe no hayan sido consideradas. Es probable que no estén incluidas debido a que en la totalidad de su rango de distribución no presentan problemas. Sin embargo, en el país enfrentan serias amenazas, entre las que se incluyen la cacería y el comercio ilegal. En el caso de las subespecies, el país está en una seria desventaja debido a que en este nivel las pérdidas

pueden ser mucho mayores. Esto se debe principalmente a que las poblaciones más importantes se encuentran aisladas casi a nivel relictual, como ocurre con la danta colombiana (*Tapirus terrestris colombianus*), o con el venado del cañón del río Dagua (*Odocoileus virginianus tropicalis*), el cual ya está probablemente extinto.

La cifra más reciente de 30 especies con algún grado de vulnerabilidad (Baillie y Groombridge, 1996) preocupa, por el hecho de que sólo 10 años han sido suficientes para añadir cinco especies a la lista. Esto no es más que un reflejo de la presión que ejerce el hombre sobre el medio, que en Colombia representa una tasa de destrucción de la selva húmeda tropical de 13.5% anual (Castaño-Uribe, 1990). Más preocupante aún es el hecho de que entre las especies incluídas en la última lista se cuentan las tres especies de primates endémicos y el único puerco espín endémico de Colombia. En este caso sólo se tienen en cuenta cuatro especies endémicas (14.3%), las más grandes, lo que demuestra un sesgo hacia las especies más vistosas. Por esta razón, debido a la acelerada tasa de deforestación y al poco conocimiento que se tiene de las especies endémicas, hemos decidido catalogar un número considerable de especies endémicas con algún grado de riesgo de extinción.

Entre las especies que enfrentan problemas de conservación, seis de las nueve categorías tróficas que se utilizaron están representadas. Los omnívoros tienen la mayor proporción (37.2%) de especies en riesgo, seguidos por los carnívoros con 14 especies (32.5%), los herbívoros con 9 especies (21%), los insectívoros con 2 especies (4.7%) y los frugívoros y nectarívoros con 1 especie (2.3%) cada uno. Con respecto a la masa corporal, el mayor número de especies se encuentra en categorías de peso superiores a 1 kg (>1,024 g), sólo ocho especies pesan menos de 1 kg, entre los que se incluyen cinco especies de primates representantes de los géneros *Saguinus*, *Callimico*, *Aotus* y los carnívoros *Mustela* y *Nasutella*. Finalmente, sólo una especie representa la categoría de masa inferior a 100 gramos, el murciélago *Leptonycteris curasoae*, que pesa 25 gramos.

COMENTARIO FINAL

La dinámica de la población humana colombiana y su impacto sobre las poblaciones de mamíferos nativos está aún por establecerse. Lo único que se sabe con certeza es que la población humana del país tiene una tasa de crecimiento de 1.5% por año (IGAC, 1989) y que la influencia de la colonización depende en gran medida de este crecimiento.

Un gran número de especies de mamíferos está protegido por la ley, pero su cumplimiento es difícil debido a la escasez de fondos, la falta de personal calificado

y la ausencia de programas educativos adecuados (Castaño-Urbe, 1993; Ceballos y Navarro, 1991; McNelly *et al.*, 1990; Pombo, 1989). No obstante, el país cuenta con 43 áreas protegidas bajo las denominaciones de Parque Nacional Natural (33), Reserva Nacional Natural (2), Santuario de Fauna y Flora (7) y un Área Natural Única, que cubren en total 90,535 km² (8% de total territorial), cifra por debajo del 10% recomendado como mínimo a proteger en cada país (Mackinnon *et al.*, 1986). La situación es más delicada si se considera que existen biomas que no están representados en ninguna de las áreas protegidas del país, como es el caso de las formaciones xerofíticas y subxerofíticas (incluyen los enclaves secos en los Andes), las zonas de humedales del bajo río Magdalena y las áreas de sabana del alto y medio Magdalena, y las sabanas de la Orinoquía, que sólo están representadas por una unidad de protección. Los biomas mejor representados en las áreas protegidas son: el bosque húmedo tropical con 40,000 km² (44% del área de parques) en 18 unidades y el bosque andino y nublado con 30,000 km² (33% del área de parques) en 18 unidades.

Pese a los esfuerzos que se han venido gestando por parte de diferentes organismos estatales y privados, las áreas de protección de la vida silvestre no están cumpliendo su cometido debido, básicamente, a los errores de planeación al momento de ser creadas (Andrade *et al.*, 1991). No obstante, los primeros pasos ya se dieron, y lo que sigue es aprender a manejar los recursos de una forma que las poblaciones humanas aledañas a estas reservas alcancen un nivel educativo y de participación que cambie su visión acerca de ellas. Esto implica crear programas comunitarios con el fin de hacerlas conscientes de la necesidad de proteger y manejar dichas reservas y por ende les permita mejorar su nivel de vida, con el consecuente bienestar para las áreas protegidas. Es hora de fijar políticas de manejo más acordes con situaciones reales, no sólo para las áreas protegidas existentes sino también de ir pensando en estrategias de planeación de nuevas áreas que permitan la conservación de la mayor cantidad de riqueza biótica que sea posible.

Afortunadamente, el surgimiento de nuevas tecnologías y técnicas ha venido dando como resultado una mejor comprensión acerca de la dirección sobre la cual se debe trabajar. Con el trabajo realizado por Dinerstein *et al.* (1995), en el cual se identificaron áreas según los criterios de vulnerabilidad, importancia a nivel global, urgencia de la acción que demandan y otros criterios de orden ecológico, se logró caracterizar un total de 28 ecorregiones dentro del territorio nacional colombiano, lo que sin lugar a dudas servirá de base para los nuevos lineamientos a trazar en un nuevo plan de acción para la conservación de la biota del país.

ABSTRACT

With approximately 471 species of native mammals (representing 15 orders, 49 families and 200 genera), Colombia is one of the most privileged of countries. This elevated diversity is the natural result of the tropical climate, extreme topographic relief, and a historic position as a zoogeographic filter between North and South America. The country has an extension of 1,138,915 km², making it the fourth largest in South America, after Brazil, Argentina, and Peru.

Based on square quadrants of 1° longitude and latitude, a maximum of 227 mammal species was found in the region where the Eastern and Central Cordilleras join and the Magdalena River has its headwaters. The least number (98 species) was found on the Caribbean coast of the Guajira Department. The mean number of mammal species for all 131 quadrants was 165. No latitudinal pattern of species richness was detected. Colombia's islands are relatively unimportant in terms of the native mammal fauna for which they are home. San Andrés (St. Andrew's) and Providencia (Old Providence) Islands, south of Jamaica in the Caribbean, are home to only five bat species. For Gorgona Island, of continental origin off the Pacific coast of southern Colombia, 14 species of bats have been reported, as well as one monkey, one sloth, one spiny rat, and one agouti, this last recently extinct.

Only 28 mammal species (6.2%) are endemic to Colombia. The majority of endemic mammals are rodents, followed by primates and insectivores. Four species are known only from the type locality. There are no bat species known to be limited to Colombia in their distribution. The quadrant with the highest number of endemic species was the central portion of the Antioquia Department, which includes parts of the Central and Western Cordilleras as well as the Cauca River valley.

More than half of Colombian mammals are small, including mostly marsupials, rodents, bats, insectivores and one species of carnivore. Medium-sized species make up 32.8% of the total and include carnivores, rabbits, armadillos, sloths, anteaters, primates and some rodents. The largest mammals make up 3.9% and include three tapir species, deer, the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*), the larger cats (*Panthera onca* and *Puma concolor*), and the capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*). For endemic species, the average size of is notably smaller (254 g) than when considering all species.

More species of Colombian mammals belong to the omnivore trophic class than to any other dietary guild. The second most common class includes insectivores, followed by carnivores, herbivores, nectarivores, and, finally, folivores. The majority of endemic species are omnivores, followed by frugivores, carnivores, herbivores, and one granivorous species.

Based on a compilation of IUCN lists and other sources, a conservative estimate would consider at least 44 species of Colombian mammals with some degree of endangeredness at present, in addition to the extinct Caribbean Monk Seal (*Monachus tropicalis*). The groups containing endangered species are Carnivora, Primates, Cetacea, Perissodactyla, Artiodactyla, Rodentia, Sirenia, Cingulata, Chiroptera, and Vermilingua. Although many of these may

not be in danger of total extinction given their wide geographic range, many local populations or subspecies could easily be extirpated with deleterious effects for the species as a whole.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a Fernando Castro-Herrera, Humberto Álvarez-López, Luis Germán Naranjo y Jorge Hernández-Camacho por sus valiosos comentarios y por facilitar información importante para los análisis aquí presentados; a José Gregorio Moreno, Fernando Zapata y Lilián Florez-González por la lectura crítica del manuscrito que contribuyó notablemente a su mejoramiento; a María Fernanda Hernández-López por la elaboración del mapa y la colaboración en la recopilación de datos; e, igualmente, a los editores Gerardo Ceballos y Javier A. Simonetti por su amable invitación a participar con este aporte y su cuidadosa edición del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Acevedo, C.I. 1994. Generalidades y reseña histórica del Parque Nacional Natural Munchique. *Novedades Colombianas, Nueva Época*, 6: 3-14.
- Alberico, M. 1986. Los Mamíferos. Pp. 193-210, en: *Isla de Gorgona* (H. von Prah y M. Alberico, eds.). Universidad del Valle y Banco Popular, Bogotá.
- Alberico, M. 1987. Los Mamíferos. Pp. 69-78, en: *Gorgona* (J.I. Borrero-Higuera, ed.). Fundación Mejor Ambiente, Cali
- Alberico, M. 1990. A new species of pocket gopher (Rodentia: Geomyidae) from south America and its biogeographic significance. Pp. 103-111, en: *Vertebrates in the Tropics* (G. Peters y R. Hutterer, eds.). Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Alberico, M.S., A. Cadena, J. Hernández-Camacho y Y. Muñoz-Saba. 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana*, 1:43-75.
- Alderman, C. 1989. A general introduction to primate conservation in Colombia. *Primate Conservation*, 10:44-50.
- Allen, J. A. 1904. Report on mammals from the district of Santa Marta, Colombia, collected by Mr. Herbert H. Smith, with field notes by Mr. Smith. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 20:407-468.
- Allen, J.A. 1916. List of mammals collected in Colombia by the American Museum of Natural History expeditions, 1910-1915. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 35:191-238.
- Andrade, G.I., M.L. Rosas, A. Andrade y A. Etter. 1991. Análisis regional para la planificación de áreas silvestres protegidas: Estudio del caso del Parque Nacional Natural El Cocuy, Colombia. *Trianea (Acta Científica y Tecnológica, INDERENA)*, 4:563-595.

- Baillie, J. y B. Groombridge. 1996. *1996 IUCN red list of threatened animals*. IUCN, Gland, Suiza.
- Baker, R.H. 1991. The classification of Neotropical Mammals-A historical résumé. Pp. 7-32, en: *Latin American Mammalogy: History, Diversity and Conservation* (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Bodmer, R.E., P.E. Puertas y T.G. Fang. 1993. The urgency of finding new directions for primate conservation in western Amazonia. *Neotropical Primates*, 2:1-34.
- Brown, J.H. y P.F. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *American Naturalist*, 138:1478-1512.
- Cadena, A., M. Gómez-Laverde., G. Andrade y A. Peñuela. 1990. Notas sobre la fauna de murciélagos de Gorgona. Pp. 236-243, en: *Biota y Ecosistemas de Gorgona* (J. Aguirre y O. Rangel, eds.). Fondo FEN, Bogotá.
- Castaño-Uribe, C. 1990. El bosque húmedo y los impactos. Pp. 167-177, en: *Selva Húmeda de Colombia*. Villegas Editores, Bogotá.
- Castaño-Uribe, C. 1993. *Situación general de la conservación de la biodiversidad en la región amazónica: Evaluación de las áreas protegidas propuestas y estrategias*. Tratado de Cooperación Amazónica, Subred de Áreas protegidas de Amazonas (SURAPA), FAO, CEE, UICN. Quito.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp: 167-198, en: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity and Conservation*. (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. Pp. 87-108, en: *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (R.A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, Publicaciones Especiales, Vol. 1. México, D.F.
- Cortés, L. M., M. S. Guevara y J. C. Hernández. 1994. *Los medios de comunicación y el tráfico ilegal de la fauna silvestre*. Tesis de grado, Facultad de Comunicación Social, Fundación Universitaria Los Libertadores, Bogotá.
- Cuervo, A., J. Hernández-Camacho y A. Cadena-G. 1986. Lista actualizada de los mamíferos de Colombia: anotaciones sobre su distribución. *Caldasia*, 15:471-501.
- Defler, T.R. 1989. The status and some ecology of primates in the Colombian Amazon. *Primate Conservation*, 10:51-56.
- Defler, T.R. 1994. La conservación de primates en Colombia. *Trianea. Acta Científica y Tecnológica*, INDERENA, Colombia, 5:255-287.
- Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Pimm, M.P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe*. Banco Mundial-WWF, Washington, D.C.
- Dixon, J.R. 1979. Origin and distribution of reptiles in lowland tropical rainforests of South America. Pp. 217-240, en: *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal* (W.E. Duellman, ed.). Monograph of the Museum of Natural History, No. 7. The University of Kansas, Lawrence, Kansas.

- Duellman, W.E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. Pp. 371-460, en: *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal* (W.E. Duellman, ed.). Museum of Natural History, Monograph No. 7. University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics*. The Northern Neotropics. Volumen 1. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Emmons, L.H. y F. Feer. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Flórez-González, L. y J. Capella-Alzueta. 1995. Mamíferos acuáticos de Colombia. Una revisión y nuevas observaciones sobre su presencia, estado del conocimiento y conservación. *Museo del Mar, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Informe*, 39:1-29.
- Fonseca, A.B.G., G. Herrmann, Y.L.R. Leite, R.A. Mittermeier, A.B. Rylands y J.L. Patton. 1996. Lista anotada dos Mamíferos do Brasil. *Occasional Papers Conservation Biology*. No. 4. Conservation International, Washington D.C.
- Garcés-Guerrero, D.M. y S. De la Zerda-Lerner. 1994. *Gran Libro de los Parques Nacionales de Colombia*. Intermedio Editores, Círculo de Lectores, Bogotá.
- Gardner, A.L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350, en: *Biology of Bats of the New World family Phyllostomatidae. Part II* (R.J. Baker, J.K. Jones, Jr. y D.C. Carter, eds.). Special Publications of The Museum, Texas Tech University, Lubbock, Texas.
- Gómez-Laverde, M., O. Montenegro-Díaz, H. López-Arévalo, A. Cadena y M.L. Bueno. 1997. Karyology, morphology, and ecology of *Thomasomys laniger* and *T. niveipes* (Rodentia) in Colombia. *Journal of Mammalogy*, 78:1282-1289.
- Hafner, M.S., W. L. Gannon, J. Salazar-Bravo y T. Alvarez-Castañeda. 1997. *Mammal collections in the Western hemisphere: a survey and directory of existing collections*. American Society of Mammalogists, Lawrence, Kansas.
- Hernández-Camacho, J. 1992. Caracterización geográfica de Colombia. Pp. 45-53, en: *La Diversidad Biológica de Iberoamérica* (G. Halffter, ed.). Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.
- Hernández-Camacho, J. y R.W. Cooper. 1976. The non-human primates of Colombia. Pp. 35-69, en: *Neotropical Primates, field studies and conservation*. (R.W. Thorington, R.W. y P.G. Heltne, eds.). National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Hernández-Camacho, J. y T. Defler. 1985. Some aspects of the conservation of non-human primates in Colombia. *Primate Conservation*, 6:42-50.
- Hernández-Camacho, J., T. Walschburger, R. Ortiz y A. Hurtado. 1992. Colombia. Pp. 55-236, en: *La Diversidad Biológica de Iberoamérica* (G. Halffter, ed.). Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.
- Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Neotropical mammals. *Fieldiana Zoology, New Series*, 36:581-620.

- Hershkovitz, P. 1960. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no.8: arboreal rice rats, a systematic revision of the subgenus *Oecomys*, genus *Oryzomys*. *Proceedings of the United States National Museum*, 110:513-568.
- Hershkovitz, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431, en: *Evolution, mammals, and southern continents* (A. Keast, F.C. Erk y B. Glass, eds.). State University of Nueva York Press, Albany, Nueva York.
- Hershkovitz, P. 1977. *Living new world monkeys (Platyrrhini) with an introduction to primates*. Vol. 1. University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Hershkovitz, P. 1983. Two new species of night monkeys, genus *Aotus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report on *Aotus* taxonomy. *American Journal of Primatology*, 4:209-243.
- Hershkovitz, P. 1987. A history of the recent mammalogy of the Neotropical Region from 1492 to 1850. Pp. 11-98, en: *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (B.D. Patterson y R.M. Timm, eds.). Fieldiana Zoology, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois.
- Hershkovitz, P. 1992. The South American gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* Gardner y Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): A taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana Zoology, New Series*, 70:1-56.
- Hilty, S. y W. Brown. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Hill, J.E. 1990. A memoir and bibliography of Michael Rogers Oldfield Thomas, F.R.S. *Bulletin of the British Museum of Natural History (History Series)*, 18:25-113.
- Humboldt, A. von. 1816-1831. Voyage aux régions équinoxiales du Nouveaau Continent, fait en 1799-1804, par Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland, rédigé par Alexander von Humboldt; Avec un Atlas Géographique et Physique. 13 tomos. Imp. De J. Smith, Paris.
- Idrobo, J.M. 1958. Un breve informe sobre las expediciones que han entrado a la Reserva Nacional de La Macarena. Universidad Nacional de Colombia, Órgano de la Institución, 23:217-243.
- IGAC (Instituto Geográfico Agustín Codazzi). 1989. *Atlas básico de Colombia*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá.
- Kees, S. 1992. *Checklist of CITES, fauna and flora (CITES)*. Amsterdam, Holanda.
- Koopman, K.F. 1976. Zoogeography. Pp. 39-47, en: *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part I* (R.J. Baker, J.K. Jones, Jr. y D.C. Carter, eds.). Special Publication of The Museum, Texas Tech University, No. 10. Lubbock, Texas.
- Koopman, K.F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp. 273-302, en: *Mammalian Biology in South America, Latin American Mammalogy* (M.A. Mares y D. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Lynch, J.D. 1979. The amphibians of the lowland tropical forests. Pp. 189-215, en: *The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal* (W.E. Duellman, ed.). Monograph of the Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- MacKinnon, J., K. MacKinnon., G. Child y J. Thorsell. (comp). 1986. *Managing protected areas in the tropics*. Gland, Suiza.

- McNeely, J.A., K.R. Miller, W.V. Reid, R.A. Mittermeier y T.B. Werner. 1990. *Conserving The World's biological diversity*. UICN, WRI, CI, WWF-US, The World Bank, Gland, Suiza.
- Mittermeier, R.A. 1988. Primate diversity and the tropical forest: case studies from Brazil and Madagascar and the importance of the megadiversity countries. Pp. 145-154, en: *Biodiversity* (E.O. Wilson, ed.). National Academy Press, Washington, D.C.
- Mittermeier, R.A., S.N. Stuart y B. Groombridge. 1993. A revision of the 1990 UICN list of threatened animals. *Neotropical Primates*, 1:1-22.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's mammals of the World*. 5a. edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Patterson, B.D. 1987. A biographical sketch of Phillip Hershkovitz, with a complete scientific bibliography. *Fieldiana Zoology*, 39:1-10.
- Patton, J.H. 1987. Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana Zoology*, 39:305-345.
- Pombo, D. (ed.). 1989. *Perfil Ambiental de Colombia*. U.S. Agency for International Development, Fondo colombiano de investigaciones científicas y proyectos especiales "Francisco José de Caldas" Colciencias, y Fondo FEN Colombia.
- PRORADAM (Proyecto Radargramétrico del Amazonas). 1979. *La Amazonía Colombiana y sus recursos*. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", Bogotá.
- Reichman, O.J. y M.V. Price. 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging. Pp. 539-574, en: *Biology of the Heteromyidae* (H.H. Genoways y J.H. Brown, eds.). Special Publications No. 10., The American Society of Mammalogists, Lawrence, Kansas.
- Rodríguez- Mahecha, J.V., J.I. Hernández-Camacho., J.V. Rueda. y J.I. Morales-Sánchez. 1986. *Colombia fauna en peligro*. PROCAM. Instituto de Recursos Naturales Renovables-Inderena, Bogotá.
- Rodríguez-Mahecha, J.V., J.I. Hernández-Camacho, T.R. Defler, M. Alberico, R. B. Mast, R.A. Mittermeier y A. Cadena. 1995. Mamíferos colombianos: Sus nombres comunes e indígenas. *Occasional Papers in Conservation Biology*, 3:1-56.
- Ruiz, P.M. 1995. La fauna de Colombia. Pp. 13-31, en: *Monografías de fauna de Colombia* (P.M. Ruiz y P. Pinto, eds.). Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Ruiz-Carranza, P.M., M.C. Ardila-Robayo y J.D. Lynch. 1996. Lista actualizada de la fauna de amphibia de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. Santa Fé de Bogotá, 20:365-415.
- Rylands, A.B., A.F. Coimbra-Filho y R.A. Mittermeier. 1993a. Systematics, geographic distribution, and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. Pp. 11-77, en: *Marmosets and Tamarins: systematics, behaviour, and ecology* (Rylands, A.B, ed.). Oxford University Press, Oxford.
- Rylands, A.B., F. Encarnación y R.A. Mittermeier. 1993b. South American primates and the IUCN red list of threatened animals. *Neotropical Primates*, 1:1-34.

- Sclater, W.L. y P.L. Sclater. 1899. *The Geography of Mammals*. Kegan Paul, Trench, Trübner y Co. Ltd., Londres.
- Thornback, J. y M. Jenkins. 1982. *The IUCN Mammal Red Data Book. Part 1: Threatened mammalian taxa of the Americas and the Australasian zoogeographic region (excluding Cetacea)*. Intenational Union for the Conservancy of Nature, Gland, Suiza.
- Torres, E. 1986. Historia de Gorgona. Pp. 9-18, en: *Isla de Gorgona* (H. von Prahly y M. Alberico, eds.). Universidad del Valle y Banco Popular, Bogotá.
- Van Velzen, H.P. 1992. Priorities for conservation of the biodiversity in the Colombian Andes. *Novedades Colombianas, Nueva época* (Universidad del Cauca, Popayán), 4:1-32.
- Vezga, F. 1971. *La expedición botánica*. Carvajal y Compañía, Cali.
- Vuilleumier, F. 1986. Origins of the tropical avifaunas of the high Andes. Pp. 586-622, en: *High Altitude Tropical Biogeography* (M. Monasterio y F. Vuilleumier, eds.). Oxford University Press, Nueva York.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Segunda edición. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Woodman, N. 1996. Taxonomic status of the enigmatic *Cryptotis avia* (Mammalia: Insectivora: Soricidae), with comments on the distribution of the small-eared shrew, *Cryptotis colombiana*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 109:409-418.

Apéndice 1. Estado de conservación de los primates en Colombia. Abreviaturas: V= Vulnerable o Amenazado; K= Pobremente conocida; E= En peligro; R= Rara; I= Apéndice I de CITES; II= Apéndice II de CITES. 1976 = Hernández-Camacho y Cooper; 1985 = Hernández-Camacho y Defler; 1989 = Defler; 1993 = Mittermeier *et al.*; 1993b = Rylands *et al.*; 1994 = Defler. (La primera inicial indica la categoría de CITES, la segunda UICN y la tercera INDERENA).

Especie	1976	1985	1989	1993	1993b	1994
<i>Cebuella pygmaea</i>	Incierto	Común en ciertas áreas y capaz de sobrevivir en parches aislados cerca de asentamientos humanos.	—	—	—	II
<i>Saguinus nigricollis</i>	Incierto?	No muy bien conocido.	—	—	—	II
<i>Saguinus graellsii</i>	Desconocido		—	—	—	—
<i>Saguinus fuscicollis</i>	No amenazado	Bastante común en la Amazonía.	—	—	—	II
<i>Saguinus inustus</i>	Probablemente no amenazado?	Desconocido e incierto, pero puede sobrevivir cerca de asentamientos humanos.	—	—	—	II
<i>Saguinus geoffroyi</i>	Pobremente conocido	No amenazado por el momento.	—	—	—	I,E
<i>Saguinus leucopus</i>	Desconocido?	Endémico de Colombia, su hábitat de reserva está desapare-	—	E	E	I,E

Apéndice 1. Continuación...

Especie	1976	1985	1989	1993	1993b	1994
		ciendo debido a la deforestación; se necesita urgentemente una de-terminación de su estado.				
<i>Saguinus oedipus</i>	Desconocido	Endémico de Colombia y amena- zado por causa de la rápida defo- restación.	—	E	E	I,E
<i>Saguinus tripartitus</i>			—	—	K	—
<i>Callimico goeldii</i>	Desconocido	Incierito; escaso, muy local y amenazado.	R	R	R	I,R
<i>Saimiri sciureus</i>	Vulnerable?	Bastante común y capaz de so- brevivir en hábitats degradados.	**	—	—	—
<i>Aotus trivirgatus</i>	Desconocido?		—	—	—	—
<i>Aotus lemurinus</i>		Algunas poblaciones amenaza- das (i.e., <i>A. lemurinus griseimembra</i>). El estado de otras poblaciones no se conoce por falta de datos.	—	—	—	—

Apéndice 1. Continuación...

Especie	1976	1985	1989	1993	1993b	1994
<i>Aotus l. griseimembra</i>	—	—	—	—	V	V
<i>Aotus brumbacki</i>	—	—	—	—	V	V
<i>Aotus vociferans</i>	—	—	**	—	—	—
<i>Callicebus cupreus</i>	—	—	**	—	—	V
<i>Callicebus moloch</i>	Vulnerable?	<i>C. m. ornatus</i> , amenazado por la deforestación, pero puede sobrevivir en parches de bosque.	—	—	—	—
<i>Callicebus torquatus</i>	Importancia menor	<i>C.t. lugens</i> es común en toda la Amazonia y en algunos lugares en la Orinoquia; el estado de <i>C. t. medemi</i> se desconoce (posiblemente escaso y muy local).	**	—	—	—
<i>Callicebus t. lucifer</i>	—	—	V	—	V	V
<i>Pithecia hirsuta</i>	—	Muy poco conocido pero con una amplia distribución en toda la Amazonia.	—	—	—	—

Apéndice 1. Continuación...

Especie	1976	1985	1989	1993	1993b	1994
<i>Pithecia monachus</i>	Desconocido?	Se sospecha de la presencia de la especie entre los ríos Caquetá y Putumayo.	—	—	—	II,V
<i>Cacajao melanocephalus</i>	Bastante precario	Abundante en algunas regiones, pero muy fácil de cazar, hábitado muy vulnerable.	V	V 2 ssp	E	I,E
<i>Cacajao calvus</i>	—	—	—	V 4 ssp	—	—
<i>Alouatta palliata</i>	Prácticamente desconocido	Desconocido; probablemente extinto o en peligro en la mayor parte de su rango.	—	—	—	—
<i>Alouatta p. aequatorialis</i>	—	—	—	—	E	I,E
<i>Alouatta seniculus</i>	Amenazado?	Exterminado en muchos sitios debido a la cacería y la deforestación	—	—	—	II
<i>Cebus albifrons</i>	No amenazado	Probablemente amenazado en algunas áreas de la costa Atlántica, pero en general no mucho	—	—	—	II

Apéndice 1. Continuación...

Especie	1976	1985	1989	1993	1993b	1994
<i>Cebus capucinus</i>	No amenazado	Amenazado en algunas partes de la costa Caribe debido a la deforestación.	—	—	—	II
<i>Cebus a. yuracus</i>			V	—	V	V
<i>Cebus apella</i>	No amenazado	Aparentemente en buen estado en casi todo su rango.	—	—	—	II
<i>Lagothrix lagothricha</i>	Vulnerable?	Una especie muy amenazada por cacería; <i>L. l. lugens</i> en peligro debido a la deforestación de las laderas andinas.	V 4 ssp	—	—	II,V,E
<i>Lagothrix l. cana</i>	—	—	—	—	—	V
<i>Lagothrix l. lugens</i>	—	—	—	E	E	E
<i>Lagothrix l. lagothricha</i>	—	—	—	V	V	V
<i>Lagothrix l. poeppigi</i>	—	—	—	—	V	—

Apéndice 1. Continuación...

Especie	1976	1985	1989	1993	1993b	1994
<i>Ateles paniscus</i>	No amenazado?	Una de las especies colombianas con mayor riesgo debido a la cacería y su dependencia del bosque virgen.	—	—	—	—
<i>Ateles belzebuth</i>	—	—	—	V 3 ssp	—	—
<i>Ateles b. belzebuth</i>	—	—	E	—	V	—
<i>Ateles b. hybridus</i>	—	—	—	—	E	II,E,E
<i>Ateles fusciceps</i>	—	—	—	V 2 ssp	—	II,V,E
<i>Ateles geoffroyi</i>	—	—	—	V 9 ssp	—	II,V,E

Apéndice 2. Estado de la conservación de mamíferos acuáticos de Colombia. Fuente: Flórez-González y Capella-Alzueta (1995). *Protegidas por la Comisión Ballenera Internacional.

ESPECIE	CITES	UICN
CETACEA		
<i>Balaenoptera acutorostrata</i> *	I	Insuficientemente conocida
<i>Balaenoptera borealis</i> *	I	Vulnerable
<i>Balaenoptera edeni</i> *	I	Insuficientemente conocida
<i>Balaenoptera physalus</i> *	I	Vulnerable
<i>Megaptera novaeangliae</i> *	I	Vulnerable
<i>Physeter macrocephalus</i>	I	Insuficientemente conocida
<i>Kogia breviceps</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Kogia simus</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Steno bredanensis</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Sotalia fluviatilis</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Peponocephala electra</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Feresa attenuata</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Pseudorca crassidens</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Orcinus orca</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Globicephala macrorhynchus</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Grampus griseus</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Tursiops truncatus</i>	II	No amenazada
<i>Stenella attenuata</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Stenella frontalis</i>	II	No amenazada
<i>Stenella longirostris</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Stenella coeruleoalba</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Delphinus delphis</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Lagenodelphis hosei</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Ziphius cavirostris</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Mesoplodon densirostris</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Mesoplodon spp.</i>	II	Insuficientemente conocida
<i>Inia geoffrensis</i>	II	Vulnerable
ORDEN CARNIVORA		
<i>Arctocephalus sp.</i>	II	
<i>Otaria byronia</i>	II	

Apéndice 2. Continuación...

ESPECIE	CITES	UICN
<i>Zalophus californianus</i>	II	
<i>Lontra longicaudis</i>	I	Vulnerable
<i>Pteronura brasiliensis</i>	I	En peligro
ORDEN SIRENIA		
<i>Trichechus inunguis</i>	II	Vulnerable
<i>Trichechus manatus</i>	II	Vulnerable

MAMÍFEROS DE COSTA RICA

DON E. WILSON¹, ROBERT M. TIMM² Y FEDERICO A. CHINCHILLA³

¹ *Division of Mammals, National Museum of Natural History,
Smithsonian Institution, Washington, DC 10560, EUA.*

² *Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence, KS 66045*

³ *Instituto de Ecología, UNAM. Ap. Postal 70-275. 04510, México, D.F.
Dirección actual: Estación Biológica Monteverde. Ap. Postal 1265-1100, Costa Rica.*

INTRODUCCIÓN

Desde el siglo pasado, naturalistas y biólogos han reconocido la gran diversidad de organismos encontrados en el trópico. Cálculos recientes sugieren que los bosques tropicales lluviosos contienen cerca de dos terceras partes de las especies de la Tierra (Wilson, 1992). En particular, la fauna de mamíferos en las regiones tropicales está entre las más diversas del mundo. En tan sólo 0.04% de la superficie terrestre mundial, con un área de 50,900 km² (Fig. 1), Costa Rica es uno de los países de mayor diversidad biótica en el mundo. Cuenta con el 4% de las especies existentes de plantas y animales.

En este capítulo se explora la naturaleza, diversidad y problemas críticos de conservación de mamíferos de Costa Rica. Se realizó una integración del conocimiento científico publicado y de nuestras impresiones desarrolladas durante las últimas tres décadas de estudios. Se presenta una lista de los mamíferos nativos en Costa Rica (Apéndice 1), cálculos de su abundancia y una discusión de los patrones de distribución de estas especies (Rodríguez y Chinchilla, 1996; Rodríguez-H. y Wilson, 1999; Timm, 1993; Timm y LaVal, 1998; Timm *et al.*, 1999; Timm y LaVal, 2000; Wilson, 1990). Se realizó además una comparación con otras faunas tropicales, los impactos de las actividades humanas sobre la abundancia y distribución de los mamíferos y algunos de los puntos más destacados para su conservación.

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOLÓGICO

De los primeros trabajos publicados sobre los mamíferos de Costa Rica, destacan los de Alfaro (1897) y posteriormente Goodwin (1946), donde se asientan datos

Ceballos, G. y J. A. Simonetti (eds.). 2002. *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*. CONABIO-UNAM. México, D.F.

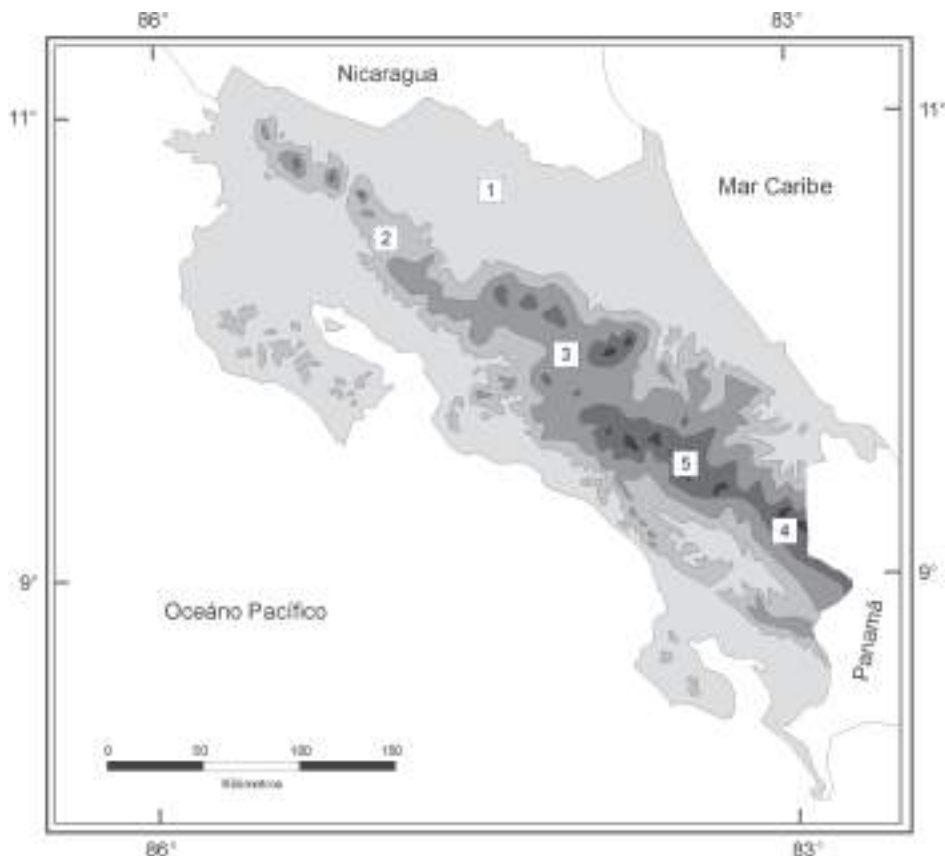


Figura 1. Ubicación y características fisiográficas de Costa Rica. Elevación en metros de 0 a 500 (1); 500 a 1,000 (2); 1,000 a 2,000 (3); 2,000 a 3,000 (4) y 3,000 a más (5).

iniciales acerca de las especies que ocurren en este país. Más tarde Robinson (1970) actualizó y ordenó la lista de especies, y fue el primero en considerar con más detalle su distribución a nivel nacional. Este esquema de ordenar las especies de mamíferos de acuerdo a su distribución, fue retomado y complementado por otros autores. Entre estos Mora y Moreira (1984) presentaron una recopilación general de la información hasta ese momento para cada especie. Después apareció la lista compilada por Wilson (1983). Janzen y Wilson (1983) aportaron un análisis de la ecología de mamíferos en Costa Rica, con reflexiones sobre la diversidad de los

mamíferos terrestres, el impacto de la estacionalidad en el bosque tropical seco, la dieta primordialmente frugívora de muchos carnívoros tropicales, y un resumen de la radiación de los murciélagos tropicales. Asimismo, indicaron que la gran diversidad en especies de mamíferos en Costa Rica, y en otras partes de Centroamérica, se debe al aumento notable en el número de especies de murciélagos, ya que la riqueza de mamíferos terrestres por unidad de superficie en Centroamérica es similar a la de América del Norte.

Timm *et al.* (1989) observaron la fauna en un transecto altitudinal desde 35 hasta 2,600 msnm, de la Estación Biológica La Selva, pasando por el Parque Nacional Braulio Carrillo, hasta llegar al Volcán Barva. Reportaron 141 especies, incluyendo varias que fueron documentadas como nuevas en el área. Al mismo tiempo actualizaron el análisis de los patrones sistemáticos de distribución e historia natural de cada especie y aportaron nuevos datos biológicos sobre cada una. Este trabajo constituye uno de los estudios detallados de transectos altitudinales en el Neotrópico.

Las publicaciones enfocadas a la estructura de comunidades de mamíferos en Costa Rica, como en la mayoría de las publicaciones sobre el Neotrópico, se dirigen a los murciélagos (Findley, 1976; Findley y Wilson, 1983; LaVal y Fitch, 1977). Uno de los primeros estudios comparativos de los murciélagos tropicales fue el de LaVal y Fitch (1977), que se centró en la comparación de estructura, movimientos y patrones reproductivos de comunidades de murciélagos de La Selva (bosque perennifolio), La Pacífica (bosque caducifolio) y Monteverde (bosque húmedo premontano siempreverde). La mayor diversidad de murciélagos se encontró en el bosque perennifolio; una gran proporción de esta diversidad se debió a los murciélagos insectívoros. Las tres localidades fueron similares en cuanto a diversidad de murciélagos que se alimentan de néctar y polen. Aunque la mayoría de los murciélagos tropicales se reproducen estacionalmente, los murciélagos del bosque caducifolio, con sus temporadas seca y húmeda claramente definidas, exhiben etapas reproductivas más cortas y claramente delimitadas. La norma para los murciélagos del bosque perennifolio fue una etapa reproductiva larga. La comunidad premontana de murciélagos presentó una etapa reproductiva intermedia (LaVal y Fitch, 1977).

La gran riqueza de especies de murciélagos tropicales debería requerir nichos estrechos y mutuamente excluyentes. Sin embargo, Findley (1976) encontró una correlación de la fauna de murciélagos de la Estación Biológica La Selva, con la fauna encontrada en localidades tropicales y templadas comparables. Explicó que, a pesar de que faunas de zonas templadas manifiesten escasez o ausencia de taxa

ecológicamente únicos, éstas no varían de manera significativa respecto a las faunas tropicales en cuanto a densidad de especies o proporción de traslape de nichos entre especies de cada tipo.

Findley y Wilson (1983) mostraron que la diversidad de especies de murciélagos frugívoros del Nuevo Mundo es significativamente más alta que la de murciélagos tropicales frugívoros de África. La frecuencia de captura reveló que el total de especies capturadas, además de la abundancia de cada especie, es mayor en el Neotrópico. Se percataron además de una tendencia compensatoria en cuanto a biomasa total; los pesados murciélagos pteropódidos frugívoros de África (masa corporal media de 52 g) tenían una biomasa total parecida a los numerosos pero más pequeños filostómidos frugívoros del Nuevo Mundo como los de Costa Rica (masa corporal media de 18 g). Actualmente, la mayor parte del trabajo de campo en el estudio de mamíferos trata sobre taxonomía y distribución de Chiroptera (Timm y LaVal, 1998; Timm *et al.*, 1999; Rodríguez-H y Wilson, 1999) y guías de campo (Carrillo *et al.*, 2000), que constituyen parte de un creciente interés en el desarrollo de la mastozoología en Costa Rica.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

La fauna de mamíferos de Costa Rica se encuentra entre las más ricas en Centroamérica, al contar con aproximadamente 232 especies. Es interesante observar que en un país que presenta litorales Caribe y Pacífico, este último bastante extenso, se tiene muy poco conocimiento de las 21 especies de mamíferos marinos informadas para las aguas territoriales costarricenses.

Los mamíferos terrestres representan 12 órdenes, 33 familias y 125 géneros (cuadro 1). Los quirópteros constituyen el grupo más diverso (117 especies), le siguen los roedores (49 especies), carnívoros (22 especies), didelfimorfos (8 especies), edentados (7 especies), insectívoros (5 especies), primates (4 especies), artiodáctilos (4 especies), lagomorfos (3 especies) y un perisodáctilo. De los mamíferos terrestres en Costa Rica, 85 géneros son monotípicos. Los géneros con mayor número de especies son *Artibeus* y *Reithrodontomys*, con siete especies.

Masa corporal

La mayoría de las especies de mamíferos encontradas en Costa Rica exhiben tallas corporales pequeñas de menos de 100 g, incluyendo un didélfido, todas las musarañas, y la mayoría de los murciélagos y roedores. Algunas de las musarañas y

Cuadro 1. Diversidad de mamíferos terrestres y de agua dulce de Costa Rica.

Órdenes	Familias	Géneros	Especies
Didelphimorphia	1	7	8
Insectivora	1	1	4
Chiroptera	9	54	117
Primates	1	4	4
Xenartha	4	7	7
Lagomorpha	1	1	3
Rodentia	8	27	49
Carnivora	4	18	22
Artiodactyla	2	4	4
Perissodactyla	1	1	1
Sirenia	1	1	1
TOTAL	33	125	221

de los murciélagos más pequeños tienen tallas corporales de menos de 10 g. Especies de tamaño mediano, o sea los que pesan entre 100 g y 10 kg, incluyen primates, armadillos, lagomorfos, muchos carnívoros y varios roedores. Las especies más grandes, o sea los de más de 10 kg, se restringen a algunos carnívoros, mas artiodáctilos y el único perisodáctilo, la danta o tapir (*Tapirus bairdii*; Fig. 2).

Categorías tróficas

Los mamíferos costarricenses se pueden clasificar en las categorías tróficas amplias empleadas por Ceballos y Navarro (1991). Los detalles de los hábitos alimentarios de muchas especies de mamíferos costarricenses aún no se conocen, así que la clasificación según estas distinciones es algo tentativa. Aproximadamente la cuarta parte de las especies son herbívoras (incluyendo la mayoría de los roedores y todos los lagomorfos y ungulados), y otra cuarta parte son insectívoras (incluyendo algunos murciélagos, todas las musarañas, todos los osos hormigueros y unos pocos roedores). Unas 34 especies son omnívoras, incluyendo la mayoría de los didélidos, algunos murciélagos, algunos primates, algunos roedores, y varios carnívoros. La frugivoría es característica de cuando menos 30 especies, incluyendo muchos murciélagos, dos primates y dos roedores dasypróctidos. Los carnívoros

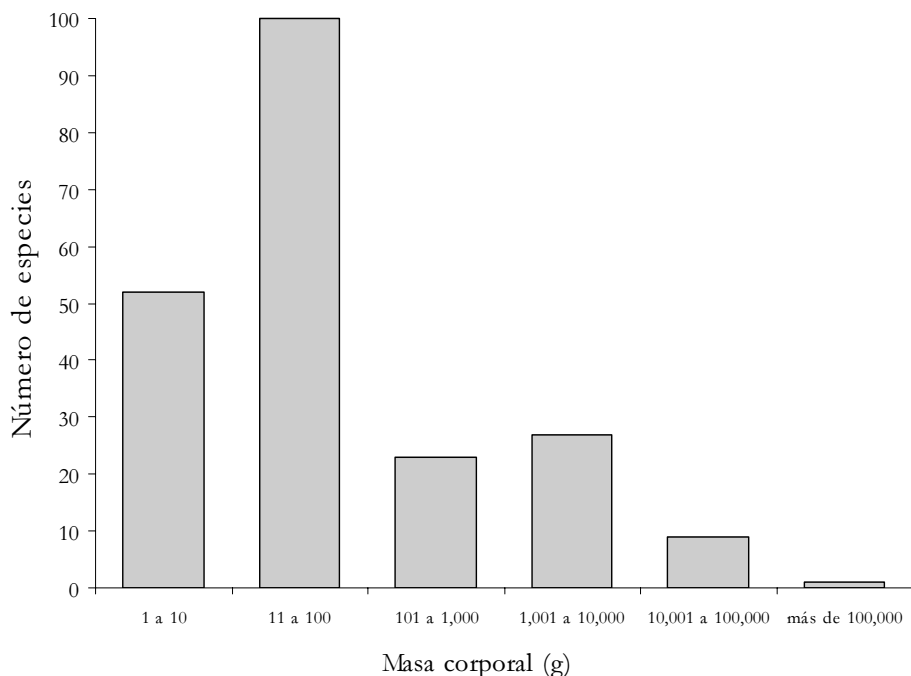


Figura 2. Frecuencia de la masa corporal de los mamíferos terrestres de Costa Rica.

incluyen unos pocos murciélagos, cánidos, algunos mustélidos y todos los félidos, dando un total de 13 especies. Las once especies de nectarívoros son murciélagos, como lo son las tres especies de hematófagos.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

Hershkovitz (1972), Marshall *et al.* (1982), Rich y Rich (1983) y Savage (1974, 1982) evaluaron la biogeografía histórica de los mamíferos de Centro y Sudamérica, y McPherson (1985, 1986) hizo lo mismo para roedores de Costa Rica. La mayoría de los mamíferos presentes en Costa Rica tienen distribución amplia, típica de las regiones tropicales tanto del norte como el sur (cuadro 2). La mayoría se encuentra en hábitats similares a los que ocupan en toda Centroamérica. Varias especies exhiben una distribución aún más amplia, incluyendo algunas con rangos altitudinales

Cuadro 2. Clasificación de las familias de mamíferos de Costa Rica de acuerdo a su rango de distribución geográfica actual.

Familia	Neártica	Neotropical	Compartida
Didelphidae	--	--	X
Dasypodidae	--	--	X
Myrmecophagidae	--	X	--
Bradyrodidae	--	X	--
Megalonychidae	--	X	--
Soricidae	X	--	--
Emballonuridae	--	X	--
Noctilionidae	--	X	--
Mormoopidae	--	X	--
Phyllostomidae	--	X	--
Natalidae	--	X	--
Furipteridae	--	X	--
Thyropteridae	--	X	--
Vespertilionidae	--	--	X
Molossidae	--	--	X
Cebidae	--	X	--
Canidae	--	--	X
Felidae	--	--	X
Mustelidae	--	--	X
Procyonidae	--	--	X
Tapiridae	--	X	--
Tayassuidae	--	--	X
Cervidae	--	--	X
Sciuridae	--	--	X
Geomyidae	X	--	--
Heteromyidae	--	--	X
Muridae	--	--	X
Erethizontidae	--	--	X
Dasypodidae	--	X	--
Agoutidae	--	X	--
Leporidae	--	--	X

y/o distribuciones geográficas extensas en todas las tierras bajas de Centro y Sudamérica.

De las 221 especies de mamíferos terrestres que se encuentran en Costa Rica, aproximadamente la mitad presenta una amplia distribución en el neotrópico. A menudo se encuentran tan al norte como México y se extienden hacia el sur por gran parte de Sudamérica tropical. De las 33 familias representadas en Costa Rica, dos tienen afinidades netamente septentrionales, catorce tienen afinidades netamente meridionales, y quince tienen ambas.

Distribución y endemismo

Aunque algunas especies de mamíferos se limitan a ciertos rangos altitudinales, y otras a bosques de cierto tipo (secos o húmedos), muy pocas se restringen a un área pequeña dentro de Costa Rica (Mora y Moreira, 1984). Las especies de mamíferos endémicas son relativamente pocas. Estas incluyen cuatro roedores: *Orthogeomys heterodus*, *O. underwoodi*, *Heteromys oresterus* y *Reithrodontomys rodriguezi*, el carnívoro *Bassaricyon lasius* (Rodríguez y Chinchilla, 1996), la musaraña *Cryptotis jacksoni* y probablemente otras dos musarañas de este mismo género (Hayes y LaVal, 1989; Woodman, 1992). Casi todas estas especies se encuentran en hábitats restringidos.

La mayoría de las especies endémicas de este país se encuentran en las tierras altas y están aisladas de sus congéneres debido a la intrusión de tierras bajas con hábitats totalmente diferentes. Estas poblaciones probablemente son de origen del Pleistocénico u Holocénico.

Entre los Primates, la subespecie del mono ardilla *Saimiri oerstedii citrinellus* es endémica del país. Considerando la distribución de esta subespecie y de *Saimiri oerstedii oerstedii*, resulta endémico para Costa Rica y Panamá. El murciélago blanco *Ectophylla alba*, también presenta una distribución particular, pues se limita a las tierras bajas caribeñas de Honduras, Nicaragua, Costa Rica, así como áreas al noroeste de Panamá (Timm, 1982).

El pequeño número de especies endémicas sugiere que los mamíferos de Costa Rica no han pasado por largos períodos de aislamiento. Costa Rica, junto con los países adyacentes de Nicaragua y Panamá, han funcionado como corredores para la dispersión de mamíferos entre Norte y Sudamérica. Como unión geológicamente reciente entre el sur y el norte del continente, Costa Rica representa el límite norte en la distribución de 27 especies, y el límite sur en la distribución de 21 especies (Rodríguez y Chinchilla, 1996).

Debido a su distribución particular cercana a las fronteras con Nicaragua o con Panamá, o por estar presente en Norteamérica y en Suramérica pero aún no registradas en Costa Rica, un total de 19 especies (cuatro marsupiales, una musaraña, cuatro murciélagos, un primate y nueve roedores) se consideran como esperables en este país (Rodríguez y Chinchilla, 1996).

CONSERVACIÓN

Costa Rica es uno de los pocos países del Hemisferio Occidental que mantiene toda la fauna mastozoológica que había al momento del poblamiento europeo de la región. Poblaciones de mamíferos muy aceptables de la mayoría de las especies aún se encuentran en este país; sin embargo, las poblaciones de unas pocas especies se han reducido a números tan bajos que ya no se pueden considerar viables. Las siguientes especies se consideran con problemas de conservación.

Cyclopes didactylus: Osos hormigueros asedados, o ceibitas como son llamados en Costa Rica, son arborícolas y difíciles de encontrar; como consecuencia, poco se sabe respecto a su situación en Costa Rica. Habitan en bosques húmedos de tierras bajas de ambas vertientes. Aunque no son perseguidos directamente por el hombre, sin duda sus poblaciones están sufriendo debido a la destrucción del hábitat.

Myrmecophaga tridactyla: Los osos hormigueros gigantes, especie conocida localmente como “oso caballo”, probablemente están extirpados en casi todo el país. Originalmente, estos animales se hallaban en Belice y Guatemala y en las tierras bajas de Centro y Sudamérica tropical. Se conoce poco respecto a su distribución y abundancia originales en Costa Rica. A fines del siglo pasado, Alston (1879-1882) informó que los osos hormigueros gigantes eran raros en Costa Rica y restringidos a las “tierras boscosas, calientes y bajas, cerca de la costa”. Es de suponerse que ahora se encuentran únicamente en regiones remotas en las áreas protegidas (Timm *et al.*, 1989). De las pocas observaciones relativamente recientes de esta especie, se tienen avistamientos casuales en el Parque Nacional Corcovado localizado en la Península Osa, y en el Parque Nacional Santa Rosa a inicios de 1984 (Rodríguez y Chinchilla, 1996).

Saimiri oerstedii: Los monos ardilla (Fig. 3) se localizan en el extremo suroeste del país, en la costa del Pacífico. Quedan poblaciones viables particularmente en reservas como el Parque Nacional Corcovado y los manglares de Sierpe-Térraba,



Figura 3. El mono ardilla (*Saimiri oerstedii*) es una especie endémica de Costa Rica y Panamá (Foto: G. Ceballos).

donde se encuentra la subespecie *S. oerstedii oerstedii*, mientras que en el pequeño Parque Nacional Manuel Antonio se localiza *S. oerstedii citrinellus* (Arauz-González, 1993). No es una especie típica de bosques maduros, sino que es más frecuente en zonas de crecimiento secundario y bordes. La principal amenaza para esta especie es el comercio ilegal, pues este llamativo animal es muy perseguido como mascota en países desarrollados.

Alouatta palliata: El mono congo o aullador se encuentra en bosques húmedos y secos de bajura y hasta los 2,500 msnm aproximadamente, en todo el país. Aunque se utilizan menos para carne que en los otros primates, son muy vulnerables a los cazadores debido a su naturaleza gregaria más sedentaria y su tolerancia ante humanos. La remoción del bosque es la causa principal de la reducción de sus poblaciones, aunque hay poblaciones viables en las áreas protegidas.

Ateles geoffroyi: Los monos araña alguna vez se encontraban en todo el país, en bosques secos y húmedos, desde el nivel del mar y hasta 3,000 msnm. Sin embargo, su distribución actual se limita a áreas de bosque con suficiente extensión, dentro de áreas protegidas. Es una especie que ha sido muy afectada por la destrucción y la fragmentación de su hábitat, la cacería excesiva y el comercio para mascotas.

Cebus capucinus: Los monos de cara blanca están esencialmente bajo las mismas presiones que los otros monos, aunque posiblemente sufran menos la alteración del hábitat que los monos araña, pues su dieta es más amplia, y son más pequeños. Han sido cazados, pero la reducción en área forestal en años recientes ha sido de mayor importancia. Quedan poblaciones viables, especialmente en áreas protegidas, desde nivel del mar hasta aproximadamente 2,500 msnm.

Herpailurus yagouaroundi: El león breñero es el más diurno de los gatos en Costa Rica, y probablemente está menos amenazado que sus congéneres moteados debido al menor valor de su piel. Se estima que sus poblaciones viables se restringen a áreas protegidas en bosques húmedos y secos en ambas vertientes desde nivel del mar y hasta 2,000 msnm aproximadamente.

Leopardus pardalis: Los manigordos u ocelotes no están tan amenazados como los gatos más grandes, debido principalmente a su tamaño menor y, por consiguiente, menores requerimientos territoriales, aunque siempre la cacería es un factor que afecta sus poblaciones. Como los otros felinos, están protegidos bajo reglamentos internacionales. Particularmente su hábitat ha sido severamente reducido, pero se le encuentra en áreas protegidas desde el nivel del mar hasta 3,000 msnm.

Leopardus tigrinus: El tigrillo es el más pequeño de los gatos moteados de Costa Rica (Fig. 4), muy raro de ver por sus hábitos fuertemente arborícolas. Gardner (1971) proporcionó datos sobre ejemplares colectados en la década de 1960, pero se sabe muy poco respecto de la situación de sus poblaciones. Se encuentra protegido especialmente en los bosques de la Cordillera de Talamanca. La destrucción de su hábitat sin duda ha afectado las poblaciones de esta especie. *Leopardus tigrinus* es una de las especies para las que Costa Rica es el límite norte de su distribución continental.

Leopardus wiedii: El caucel o margay es también raro de ver en Costa Rica. Se encuentra en ambas vertientes, en bosques húmedos y secos desde el nivel del



Figura 4. El tigrillo (*Leopardus tigrinus*) es el más pequeño de los felinos de Costa Rica (Foto: R. K. LaVal).

mar hasta aproximadamente 2,500 msnm. Se cuenta con muy poca información respecto de su situación actual. Sin embargo, la destrucción del hábitat ha reducido tanto la superficie de bosque que las poblaciones forzosamente se limitan a las áreas protegidas.

Puma concolor: Los pumas son muy raros de ver en Costa Rica, y se supone que su número han disminuído debido a la cacería y la destrucción de su hábitat. Probablemente eran mucho más comunes en áreas de bosque seco, noroeste del país, que es el tipo de hábitat más amenazado en Centroamérica. Sin embargo en áreas protegidas como el Parque Nacional Corcovado y zonas altas (más de 1,500 msnm), así como de mediana elevación como Monteverde y estribaciones de Talamanca (entre 1,500 y 2,500 msnm), se pueden encontrar rastros de puma con bastante frecuencia.



Figura 5. El jaguar (*Panthera onca*) es una especie en peligro de extinción en Costa Rica (Foto: R.K. LaVal).

Panthera onca. Los jaguares (Fig. 5) han sido perseguidos por siglos en toda la planicie costera habitada por el humano. Son los depredadores más grandes en Costa Rica y se incluyen entre los mamíferos más amenazados. Su distribución abarca desde el nivel del mar hasta más de 3,000 msnm, básicamente en áreas protegidas. Existe muy poca información sobre el estado de sus poblaciones, y aunque están protegidos bajo reglamentos internacionales, continúan siendo sacrificados y su hábitat continúa siendo reducido; por esto se estima que su número siguen disminuyendo. La cacería de jaguares por pobladores vecinos de áreas protegidas, que ven a estos animales como un peligro real o potencial para su ganado y otros animales domésticos, es un conflicto muy serio en la actualidad, que no ha sido debidamente evaluado ni entendido (Chinchilla, 1997). De continuar las actuales tendencias, las perspectivas a largo plazo para este importante carnívoro son poco halagadoras, por ejemplo desde

1998 no se han encontrado rastros de esta especie en el Área de Conservación Arenal, incluyendo Monteverde (Arevalo, 2001).

Eira barbara: Los tolomucos o tayras, son sacrificados para proteger a las aves de corral, y de vez en cuando por sus pieles. Para esta especie el mayor peligro es la destrucción de su hábitat, que también es el caso para los otros mustélidos en Costa Rica. Aún se encuentran poblaciones viables en áreas protegidas en este país, principalmente en bosques de zonas bajas, aunque se pueden encontrar hasta 2,000 msnm.

Galictis vittata: Los grisones son, aparentemente, raros en Costa Rica, y se sabe muy poco de su situación, aunque se consideran en buena situación dentro de las áreas protegidas. Aunque los grisones no representan un interés económico para el hombre, están amenazados por la destrucción de su hábitat.

Tapirus bairdii: Las dantas o tapires son los mamíferos terrestres más grandes en Costa Rica. Su carne es muy apreciada en todas las áreas donde se encuentra. Su distribución original en el país era más extensa que en la actualidad, en altitudes desde nivel del mar hasta más de 3,000 msnm, y en una gran variedad de tipos de hábitat, particularmente asociados a agua (Naranjo, 1995). Ahora son poco comunes, aún donde el hábitat adecuado existe. La destrucción de su hábitat y la cacería excesiva lo han llevado al borde de la extinción en la mayoría de las áreas. Las únicas poblaciones verdaderamente viables se hallan restringidas a las áreas protegidas como los Parques Nacionales Braulio Carrillo, Corcovado, Chirripó, Santa Rosa y Parque Internacional La Amistad (Costa Rica - Panamá) en la Cordillera de Talamanca y sitios elevados y aislados en las cordilleras de Tilarán y Guanacaste.

Tayassu pecari: Anteriormente de una distribución amplia en las tierras bajas húmedas, los pecaríes o cariblanco ahora son de las especies más raras en Costa Rica. Son animales grandes y constituían una fuente importante de carne para los cazadores, que la usaban para fines de subsistencia. Pocas áreas ostentan poblaciones viables de esta especie; acaso solamente la Península Osa sostiene manadas grandes.

Syntheosciurus brochus: Las ardillas pigmeas son tan raras y poco conocidas que cualquier apreciación de su situación para la conservación se torna imposible. Su rareza probablemente es motivo suficiente para considerarlas amenazadas; se limitan a hábitats de bosque elevado. Su amenaza mayor es la destrucción de su hábitat.

Agouti paca: Los tepezcuintles o pacas, proveen la carne más apreciada en este país, y también en las áreas de su distribución a través de Latinoamérica. Ahora son poco comunes en la mayoría de las áreas no protegidas; son un blanco de los cazadores furtivos aún en las áreas protegidas. Sus hábitos nocturnos les facilitan alguna protección, pero la destrucción de su hábitat ha reducido su distribución de manera importante.

Impacto de las actividades humanas

Varias especies de mamíferos en Costa Rica sin duda han aumentado al abrirse el bosque debido a las actividades humanas. Pero, a la inversa, la presión derivada de la cacería y la destrucción de vastas áreas de bosque han tenido un impacto negativo directo sobre el número de especies y las densidades poblacionales de los mamíferos (SICA, 1999).

La agricultura de subsistencia, especialmente la que se basa en pequeños huertos familiares rodeados de bosque, ha tenido efectos positivos en la diversidad de especies y la abundancia de ciertos didélfidos, murciélagos y roedores pequeños y medianos. Las siembras y sus insectos nocivos asociados, constituyen una fuente densa y accesible de alimento para animales. Además, la apertura del bosque aumenta el efecto de borde y el ecotono, creando así un medio muy rico para muchas especies. Las especies que han incrementado en abundancia debido a la actividad humana en algunas regiones incluyen *Didelphis marsupialis*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus jamaicensis*, *Dasyprocta punctata*, y posiblemente *Sylvilagus brasiliensis*. Todas estas son especies “generalistas” en cuanto a sus respectivos nichos alimenticios, y típicamente son especies que se pueden encontrar en bordes de bosque. Por ejemplo, aunque *Glossophaga soricina* es un murciélago nectarívoro, utiliza una gama mayor de especies de plantas que otros murciélagos nectarívoros.

Guatusas o agutis, y probablemente otros roedores pequeños y medianos, se han beneficiado de la matanza sistemática de sus depredadores realizada por el hombre. Una discusión interesante sobre depredadores en ecosistemas tropicales fue presentada por Greene (1988). Es posible que se esté presenciando un período de fluctuación en los números de muchas especies de depredadores y presas debido a la variable presión ejercida por la cacería.

Caza e intercambio comercial

Típicamente, la caza para obtener pieles para comerciar en el mercado y el comercio de animales vivos han tenido un impacto enorme sobre los mamíferos en el trópico. Los felinos moteados, como grupo, se encuentran entre los más afectados por estas actividades. Desde que Costa Rica ratificó en 1975 el Acuerdo Internacional sobre el Tráfico de Especies en Peligro de Extinción (CITES), el gobierno costarricense ha controlado eficazmente el comercio ilegal de la vida silvestre. Sin embargo, los créditos provenientes del comercio ilegal de pieles son tan importantes que el problema probablemente no desaparecerá en el futuro cercano. El comercio de animales vivos para mascotas también ha sido restringido en años recientes, aunque seguramente continúa. La magnitud de este comercio y su impacto en general sobre las poblaciones naturales se desconoce.

Históricamente, las familias en las áreas rurales han dependido en gran medida de la vida silvestre local como fuente de proteína. Las dantas o tapires, y los pecaríes de labios blancos y de collar, o saínos, que se encuentran entre los mamíferos más grandes del país, así como los tepezcuintles han provisto carne muy apreciada para las comunidades rurales.

Los mamíferos de tamaño mediano como las guatusas, los monos y las ardillas (*Sciurus* spp.) han sido cazados en menor grado. Como ya se apuntó, dantas y tepezcuintles ya no son comunes, aún donde el hábitat adecuado permanece, y los pecaríes de labios blancos han sido extirpados de muchas regiones del país.

La relativamente reciente eliminación del cariblanco o pecarí de labios blancos de varias regiones de Costa Rica puede estar afectando la estructura y composición de las plantas del bosque. Estos pecaríes desempeñan papeles de dispersar semillas, y consumirlas como depredadores; las actividades de sus manadas afectan significativamente las plantas del bosque. Los tamaños de las manadas son a menudo de 50 o más individuos; estos animales tienden a concentrar sus actividades en donde encuentran su comida preferida.

Envenenamiento y trampas

Históricamente, cuando el hombre y otras especies de mamíferos entran en conflicto, las especies nativas han sido sistemáticamente erradicadas. Aunque los programas nacionales de control de depredadores no se practican en Costa Rica, los grandes agricultores así como los pequeños, han combatido por siglos a las especies que amenazan sus siembras y su ganado. Los depredadores más grandes

son los más afectados: *Canis latrans*, *Puma concolor*, *Panthera onca* y *Mephitis macroura* entre otros, han sufrido este impacto.

Perturbaciones del hábitat

La sobreexplotación de especies ha causado problemas en décadas anteriores, en años recientes estos problemas han sido abrumados por daños relacionados a perturbaciones del hábitat. Las industrias agropecuarias y forestales, en combinación con un aumento marcado de población que necesita tierras de cultivo, han conducido a la eliminación de las tierras boscosas en Costa Rica con la excepción de aquellas protegidas por ley. Estas actividades han producido cambios masivos en los ecosistemas naturales del país, desde el nivel de mar hasta las elevaciones más grandes (Pasos *et al.*, 1994; Sader y Joyce, 1988).

Contaminación

Una gran variedad de pesticidas, algunos prohibidos en varios países desarrollados, aún son fabricados por compañías internacionales y usados extensivamente en los países tropicales (por ejemplo, el DDT). Los carnívoros e insectívoros principales sufren más los efectos del uso indiscriminado de pesticidas, puesto que ellos tienden a acumular los residuos que ingieren de sus presas. De manera semejante, la contaminación de metales pesados debido al proceso cada vez mayor de urbanización impacta negativamente muchas poblaciones de mamíferos; por ejemplo, dramáticas reducciones en poblaciones de murciélagos insectívoros se han documentado en otras regiones (Geluso *et al.*, 1976).

Introducción de especies exóticas

Las especies exóticas representan una amenaza a las especies nativas, especialmente en poblaciones confinadas como en el caso de islas. Las ratas y los ratones comensales están ampliamente dispersados en Costa Rica y probablemente impactan negativamente a los roedores nativos en muchas regiones. Los perros y gatos ferales depredan muchos mamíferos nativos, y los chivos y chanchos no encerrados impactan negativamente casi todas las especies con las que comparten el medio. Ejemplos son los chanchos cimarrones introducidos al Parque Nacional Isla del Coco y *Rattus norvegicus*, introducida en Islas Murciélagos en el Área de Conservación Guanacaste.

COMENTARIO FINAL

Costa Rica ha avanzado mucho más que muchos otros países tropicales en cuanto a su actitud hacia la conservación en general. Un sistema integrado de reservas dentro de áreas de conservación está funcionando, ofreciendo refugio para muchas especies de mamíferos que de otro modo ya hubieran sido extirpadas (Sevilla, 1996). La voluntad política y social de implementar acciones de manejo del medio ambiente, se ha convertido en una parte importante de la existencia en Costa Rica. Tal vez la amenaza más severa a la vida silvestre a largo plazo es la amenaza de pérdida de estabilidad económica, que podría suprimir esta voluntad tan fuerte, con una variedad de imperativos sociales importantes y más costosos, que dejarían las preocupaciones conservacionistas en un plano menor.

Otro motivo de optimismo cauteloso es el talento científico que se está preparando en Costa Rica. Un creciente número de estudiantes interesados en biología, se dedicará a proporcionar la base de conocimientos que permitirán efectuar decisiones basadas en el manejo adecuado del medio ambiente, y proveer la dirección necesaria en el futuro.

Los reglamentos para proteger la mastofauna ya se han elaborado, pero su ejecución a menudo es inadecuada. Las áreas protegidas establecidas deben ser vigiladas para prevenir la caza furtiva y otros impactos adversos. Muchas de las especies de mamíferos grandes ahora sólo se encuentran en estas áreas protegidas, y su futuro está en las manos de las autoridades a cargo del manejo de la vida silvestre.

En algunos casos, ciertas áreas protegidas no parecen contar con la extensión suficiente para asegurar la supervivencia de las especies más grandes. La ética conservacionista se tiene que extender a las áreas vecinas, a la vez que se implementen incentivos económicos para las comunidades locales, que hagan viable y atractiva la inversión en proteger los hábitats de estos animales. Dos ejemplos recientes y novedosos en Costa Rica, de medidas para obtener recursos para conservación, son el pago por servicios ambientales del Bosque Eterno de los Niños (Área de Conservación Arenal), entre la Asociación Conservacionista de Monteverde y una empresa que desarrolla un proyecto aprovechando las aguas del Río Peñas Blancas, y también, el arreglo de servicios que hace una compañía exportadora de fruta al Área de Conservación Guanacaste.

En el pasado la comunidad internacional ha apoyado las actividades conservacionistas adelantadas de Costa Rica, y seguramente continuará haciéndolo en el futuro. La supervivencia de los ecosistemas tropicales es de la más destacada importancia para el mundo entero. Este es especialmente el caso para las socieda-

des consumistas del norte, que utilizan una parte desproporcionada de los recursos naturales del planeta, y que deberán asumir una parte proporcional de los costos.

ABSTRACT

Costa Rica is extremely biologically diverse country. Of the total mammalian species present prior to the arrival and colonization of the Europeans to the region, almost all appear to have survived. There are approximately 232 mammal species in Costa Rica; from those 221 species are terrestrial or aquatic (11 orders, 33 families and 127 genera), and 21 species of the Order Cetacea are marine.

The Order Chiroptera is the most diverse with more than 110 species, and Rodentia is the second larger one with more than 45 species. The other terrestrial and aquatic Orders are Carnivora (22 spp), Didelphimorphia (eight spp), Xenarthra (seven spp), Insectivora (five spp), Primates (four spp), Artiodactyla (four spp), Lagomorpha (three spp), Perissodactyla (one sp) and Sirenia (one sp).

Almost 150 species of mammals in Costa Rica have small body sizes (< 100 g), including one marsupial, all the Insectivora species, and most of the bats and the mice. The medium and large sized mammal species in Costa Rica (100g - 10 Kg), include the monkeys, armadillos, rabbits, some rodents and many species of the Order Carnivora. The biggest species in the country (10 Kg to > 100 Kg), include some species of Carnivora, the ungulates (like deer *Mazama americana*, *Odocoileus virginianus*, peccaries *Tayassu pecari* and *Pecari tajacu*, tapir *Tapirus bairdii*), and the manatee (*Trichechus manatus*).

Approximately the 25% of the mammal species are herbivores, including most of the rodents, all the rabbits and ungulates; and 25% are insectivores like many bats, all the shrews, the ant eater tamandua, and few mice. Around 35 species are omnivores like all the opossums, some bats, couple monkeys, some rodents and several species of Carnivora. At least 30 species are frugivores, including most of the bats, two monkeys (*Alouatta palliata* and *Ateles geoffroyi*), and two big rodents (*Dasyprocta punctata* and *Agouti paca*). A total of 13 species including few bats, some Mustelidae species and the Felidae are carnivores. There are 11 nectarivore bats (Lonchophyllinae and Glossophaginae), and three hematophagus bats (*Desmodus rotundus*, *Diaemus youngi* and *Diphylla ecaudata*).

Most Costa Rican mammals have a wide distribution in the Continent. Of the 33 Families, two have Nearctic affinity, 14 Neotropical, and 15 have both kinds of affinities. Six species of mammals are endemic: four rodents (*Orthogeomys heterodus*, *Orthogeomys underwoodi*, *Heteromys oresterus* and *Reithrodontomys rodriguezi*) one carnivore (*Bassaricyon lasius*) and one insectivore (*Cryptotis jacksoni*). At least other two species of the genus *Cryptotis* could be also endemic to Costa Rica, but more studies are required. Among the Primates the sub species of the squirrel monkey *Saimiri oerstedii citrinellus* is endemic to the country, and the other sub species *Saimiri oerstedii oerstedii* is endemic to both countries Costa Rica and Panama.

Costa Rica is the northern most limit of the distribution of 27 species, and the southern most limit of 21 species. Because the distribution of approximately 19 species of mammals is very near to the borders with Nicaragua and Panama, these are expected to occur in Costa Rica. Some of these species are distributed from North America to South America, but have not yet been recorded in Costa Rica. These expected species include four opossums, one shrew, four bats, one monkey, and nine rodents.

The human impact on the native mammals of Costa Rica has been severe in many cases. Human activities have altered the abundance of many species; some have increased in abundance, whereas many have decreased. Generalists tend to do fairly well in disturbed areas, and can coexist with humans, occupying (even thriving in) second growth and marginal habitats. However, specialists do poorly in coexisting with humans, and all species that are threatened are either specialist in their feeding niches or are game species actively persecuted by humans.

Elimination of even one mammal species from an area may have a far-reaching impact upon the forest. With the elimination of the white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) for example, the structure of the forest may be changing as peccaries are important seed predators, seedling predators and seed dispersers, the activities of large herds affect the forest structure.

Research and conservation on mammals in the tropics is entering an exciting phase. Costa Rican and foreign biologists are now perfecting the techniques and experience needed to study and conserve the mammals and their forests in this country.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Organización de Estudios Tropicales. Le damos las gracias a Richard K. LaVal por sus fotografías. F.A. Chinchilla agradece al Gobierno de México por la beca otorgada a través de la Secretaría de Relaciones Exteriores, a L. Moreno por su ayuda con la figura 2. A G. Ceballos por la invitación a participar en este capítulo. El mapa fue realizado por Yuber Rodríguez. Finalmente, a J. Rivera por la traducción del manuscrito original.

LITERATURA CITADA

- Alfaro, A. 1897. *Mamíferos de Costa Rica*. Tipografía Nacional, San José.
- Alston, E.R. 1879-1882. *Biología Centrali-Americana: Mammalia*. R. H. Porter, Londres.
- Arauz González, J. 1993. *Estado de conservación del mono titi (Saimiri oerstedii citrinellus) en su área de distribución original, Manuel Antonio, Costa Rica*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional, Heredia.

- Carrillo, E., J.C. Saenz y G. Wong. 2000. *Guía de mamíferos de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp: 167-198, en: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity and Conservation*. (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Chinchilla, F.A. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnivora, Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 45:1223-1229.
- Findley, J.S. 1976. The structure of bat communities. *American Naturalist*, 110:129-139.
- Findley, J.S. y D.E. Wilson. 1983. Are bats rare in tropical Africa? *Biotropica*, 15:299-303.
- Gardner, A.L. 1971. Notes on the little spotted cat, *Felis tigrina oncolla* Thomas, in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 52:464-465.
- Geluso, K.N., S. Altenbach y D.E. Wilson. 1976. Bat mortality: pesticide poisoning and migratory stress. *Science*, 194:184-186.
- Goodwin, G.G. 1946. Mammals of Costa Rica. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 87:271-474.
- Greene, H.W. 1988. Species richness in tropical predators. Pp. 259-280, en: *Tropical Rainforests: Diversity and Conservation* (F. Almeda y C.M. Pringle, eds.). California Academy of Sciences and American Association for the Advancement of Science, San Francisco, California.
- Hayes, M. y R.K. LaVal. 1989. *The Mammals of Monteverde, Costa Rica*. Tropical Science Center, San José.
- Hershkovitz, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431, en: *Evolution, mammals, and southern continents* (A. Keast, F.C. Erk y B. Glass, eds.). State University of Nueva York Press, Albany, Nueva York.
- Janzen, D.H., y D.E. Wilson. 1983. Mammals: Introduction. Pp. 426-442, en: *Costa Rican Natural History* (D.H. Janzen, ed.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- LaVal, R.K., y H.S. Fitch. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occasional Papers, Museum of Natural History, University of Kansas*, 69:1-28.
- Marshall, L.G., S.D. Webb, J.J. Sepkoski, Jr., y D.M. Raup. 1982. Mammalian evolution and the great American interchange. *Science*, 251:1351-1357.
- McPherson, A.B. 1985. A biogeographical analysis of factors influencing the distribution of Costa Rican rodents. *Brenesia*, 23:97-273.
- McPherson, A.B. 1986. The biogeography of Costa Rican rodents: an ecological, geological, and evolutionary approach. *Brenesia*, 25-26:229-244.
- Mora, J.M. y I. Moreira. 1984. *Mamíferos de Costa Rica*. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José.
- Naranjo, E.J. 1995. Abundancia y uso de hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque tropical húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical*, 4:20-31.

- Pasos, R., P. Girod, M. Laforge, P. Torrealba y D. Kaimowitz. 1994. *El Último Despale... La Frontera Agrícola Centroamericana*. Fundesca, San José.
- Rich, P.V., y T.H. Rich. 1983. The Central American dispersal route: biotic history and paleogeography. Pp. 12-34, en: *Costa Rican Natural History* (D.H. Janzen, ed.) University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Robinson, D.C. 1970. *Tentative checklist for the mammals of Costa Rica*. Universidad de Costa Rica. San José.
- Rodríguez J.F. y F.A. Chinchilla. 1996. Lista de mamíferos de Costa Rica. *Revista Biológica Tropical*, 44:877-890.
- Rodríguez-H, B. y D.E. Wilson. 1999. Lista y distribución de las especies de murciélagos de Costa Rica. *Occasional Papers in Conservation Biology*, 5:1-34.
- Sader, S.A. y A.T. Joyce. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica, 1940 to 1983. *Biotropica*, 20:11-19.
- Savage, J.M. 1974. The isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Contributions in Science, Los Angeles Country Museum of Natural History*, 260:1-51.
- Savage, J.M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69:464-547.
- Sevilla, E.L. 1996. *Consolidación del Sistema Mesoamericano de Áreas Protegidas, Zonas de Amortiguamiento y Corredores Biológicos (Corredor Biológico Mesoamericano)*. CCAD, San José.
- SICA. 1999. *Lista de fauna de importancia para la conservación en Centroamérica y México*. SICA-CCAD-WWF-UICN, San José.
- Timm, R.M. 1982. *Ectophylla alba*. *Mammalian Species*, 166:1-4.
- Timm, R.M. 1993. The mammals of La Selva: An overview. en: *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest* (L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Timm, R.M. y R.K. LaVal. 1998. A field key to the bats of Costa Rica. *University of Kansas Occasional Publications Series*, 22:1-30.
- Timm, R.M. y R.K. LaVal. 2000. Mammals. Pp. 223-244 y 553-560, en: *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest* (N.M. Nadkarni y N.T. Wheelwright, eds.). Oxford University Press, Nueva York.
- Timm, R.M., D.E. Wilson, B.L. Clauson, R.K. LaVal, y C.S. Vaughan. 1989. Mammals of the La Selva-Braulio Carrillo complex, Costa Rica. *North American Fauna*, 75:1-162.
- Timm, R.M., R.K. LaVal y B. Rodríguez-Herrera. 1999 (2000). Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica. *Brenesia*, 52:1-32.
- Wilson, D.E. 1983. Checklist of mammals. Pp. 443-447, en: *Costa Rican Natural History* (D.H. Janzen, ed.) University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Wilson, D.E. 1990. Mammals of La Selva, Costa Rica. Pp 273-286, en: *Four Neotropical Rainforests*, (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Wilson, E.O. 1992. *The Diversity of Life*. Belknap Press, Nueva York.

- Woodman, N. 1992. *Biogeographical and evolutionary relationships among Central American small-eared shrews of the genus Cryptotis (Mammalia: Insectivora: Soricidae)*. Tesis de Doctorado, University of Kansas, Lawrence, Kansas.

 Apéndice 1. Lista de mamíferos terrestres y dulceacuícolas de Costa Rica.

DIDELPHIMORPHIA

Didelphidae

Didelphis marsupialis
D. virginiana
Chironectes minimus
Philander opossum
Marmosa mexicana
Micoureus alstoni
Caluromys derbianus
Metachirus nudicaudatus

INSECTIVORA

Soricidae

Cryptotis gracilis
C. nigrescens
C. parva

CHIROPTERA

Emballonuridae

Balantiopteryx plicata
Saccopteryx bilineata
S. leptura
Peropteryx kappleri
P. macrotis
Cormura brevirostris
Rhynchonycteris naso
Centronycteris centralis
Diclidurus albus
Cyttarops alecto

Noctilionidae

Noctilio albiventris
N. leporinus

Mormoopidae

Pteronotus davyi
P. gymnotus

P. parnellii

P. personatus

Phyllostomidae

Phyllostominae

Micronycteris brachyotis
M. nicefori
M. hirsuta
M. megalotis
M. minuta
M. schmidtorum
M. sylvestris
M. daviesi
Tonatia saurophylla
T. brasiliense
T. silvicola
Macrophyllum macrophyllum
Lonchorhina aurita
Mimon bennettii
M. crenulatum
Trachops cirrhosus
Phylloderma stenops
Phyllostomus discolor
P. hastatus
Chrotopterus auritus
Vampyrus spectrum

Lonchophyllinae

Lonchophylla mordax
L. robusta

Glossophaginae

Glossophaga leachii
G. commissarisi
G. soricina
Anoura cultrata
A. geoffroyi
Choeroniscus godmani

 Apéndice 1. Continuación...

<i>Hylonycteris underwoodi</i>	Natalidae
<i>Lichonycteris obscura</i>	<i>Natalus stramineus</i>
Carollinae	Furipteridae
<i>Carollia brevicauda</i>	<i>Furipterus horrens</i>
<i>C. castanea</i>	Thyropteridae
<i>C. perspicillata</i>	<i>Thyroptera tricolor</i>
<i>C. subrufa</i>	Vespertilionidae
Stenodermatinae	<i>Rhogeessa tumida</i>
<i>Vampyroides caraccioli</i>	<i>Eptesicus brasiliensis</i>
<i>Uroderma bilobatum</i>	<i>E. furinalis</i>
<i>U. magirostrum</i>	<i>E. fuscus</i>
<i>Artibeus aztecus</i>	<i>Lasiurus borealis</i>
<i>A. jamaicensis</i>	<i>L. castaneus</i>
<i>A. lituratus</i>	<i>L. cinereus</i>
<i>A. phaeotis</i>	<i>L. ega</i>
<i>A. toltecus</i>	<i>Bauerus dubiaquercus</i>
<i>A. watsoni</i>	<i>Myotis albescens</i>
<i>A. bartii</i>	<i>M. elegans</i>
<i>Vampyressa nymphaea</i>	<i>M. keaysi</i>
<i>V. pusilla</i>	<i>M. nigricans</i>
<i>Ectophylla alba</i>	<i>M. oxiotus</i>
<i>Mesophylla macconnelli</i>	<i>M. riparius</i>
<i>Chiroderma salvini</i>	Molossidae
<i>C. villosum</i>	<i>Molossops greenhalli</i>
<i>Platyrrhinus helleri</i>	<i>Tadarida brasiliensis</i>
<i>P. vittatus</i>	<i>Eumops auripendulus</i>
<i>Sturnira lilium</i>	<i>E. bonariensis</i>
<i>S. ludovici</i>	<i>E. glaucinus</i>
<i>S. luisi</i>	<i>E. hansae</i>
<i>S. mordax</i>	<i>E. underwoodi</i>
<i>Centurio senex</i>	<i>Molossus ater</i>
Desmodontinae	<i>M. bondae</i>
<i>Desmodus rotundus</i>	<i>M. molossus</i>
<i>Diaemus youngi</i>	<i>M. pretiosus</i>
<i>Diphylla ecaudata</i>	<i>M. sinaloae</i>

 Apéndice 1. Continuación...

PRIMATES

Cebidae

Saimiri oerstedii
Alouatta palliata
Ateles geoffroyi
Cebus capucinus

*O. heterodus**O. underwoodi*

Heteromyidae

Liomys salvini
Heteromys desmarestianus
H. oresterus

Erethizontidae

Sphiggurus mexicanus

Agoutidae

Agouti paca

Dasyproctidae

Dasyprocta punctata

Echimyidae

Hoplomys gymnurus
Proechimys semispinosus

Muridae

Oryzomys alfaroi
O. bolivaris
O. conesi
O. devius
O. talamancae
Oligoryzomys fulvescens
Oecomys trinitatis
Tylomys watsoni
Ototylomys phyllotis
Melanomys caliginosus
Nyctomys sumichrasti
Zygodontomys brevicauda
Sigmodontomys alfari
S. apabrastus
Sigmodon hispidus
Rheomys raptor
R. underwoodi
Scotinomys teguina
S. xerampelinus
Reithrodontomys brevirostris

XENARTHRA

Myrmecophagidae

Myrmecophaga tridactyla
Tamandua mexicana
Ciclopes didactylus

Bradypodidae

Bradypus variegatus

Megalonychidae

Choloepus hoffmanni

Dasypodidae

Dasypus novemcinctus
Cabassous centralis

LAGOMORPHA

Leporidae

Sylvilagus brasiliensis
S. dicei
S. floridianus

RODENTIA

Sciuridae

Sciurus deppiei
S. granatensis
S. variegatoides
Syntheosciurus brochus
Microsciurus alfari

Geomyidae

Orthogeomys cavator
O. cherriei

 Apéndice 1. Continuación...

<i>R. creper</i>	<i>Bassaricyon gabbii</i>
<i>R. gracilis</i>	<i>B. lasius</i>
<i>R. mexicanus</i>	<i>Bassariscus sumichrasti</i>
<i>R. paradoxus</i>	Felidae
<i>R. rodriguezi</i>	<i>Herpailurus yaguarondi</i>
<i>R. sumichrasti</i>	<i>Leopardus pardalis</i>
<i>Mus musculus</i>	<i>L. tigrinus</i>
<i>Rattus rattus</i>	<i>L. wiedii</i>
<i>R. norvegicus</i>	<i>Puma concolor</i>
	<i>Panthera onca</i>
CARNIVORA	
Canidae	ARTIODACTYLA
<i>Canis latrans</i>	Tayassuidae
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	<i>Tayassu pecari</i>
Mustelidae	<i>Pecari tajacu</i>
<i>Mustela frenata</i>	Cervidae
<i>Eira barbara</i>	<i>Odocoileus virginianus</i>
<i>Gallictis vittata</i>	<i>Mazama americana</i>
<i>Spilogale putorius</i>	
<i>Conepatus semistriatus</i>	PERISSODACTYLA
<i>Lontra longicaudis</i>	Tapiridae
<i>Mephitis macroura</i>	<i>Tapirus bairdii</i>
Procyonidae	
<i>Procyon cancrivorus</i>	SIRENIA
<i>P. lotor</i>	Trichechidae
<i>Nasua narica</i>	<i>Trichechus manatus</i>
<i>Potos flavus</i>	

MAMÍFEROS DE CUBA

GILBERTO SILVA TABOADA

*Museo Nacional de Historia Natural
Capitolio Nacional, La Habana 2, Cuba.*

INTRODUCCIÓN

Con algo más de 111 mil Km², el archipiélago cubano sustenta una fauna de mamíferos empobrecida y desbalanceada. De las especies terrestres conocidas en estado viviente después del Descubrimiento de América (un insectívoro, 27 murciélagos, y 11 roedores), dos se han extinguido y otras diez afrontan variados riesgos para su sobrevivencia (cinco en peligro, cuatro amenazadas, y una frágil). De estas doce formas, diez son endémicas a nivel de especie y dos lo son a nivel subespecífico. El deterioro ambiental ha acelerado su ritmo como resultado del impetuoso quehacer económico y social que ha tenido lugar en Cuba durante las últimas décadas, aparejado a crecientes esfuerzos del estado cubano por contrarrestar sus efectos negativos. Las áreas protegidas, en número de 287, abarcan el 12.2% del territorio nacional.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

Hasta el presente, 89 especies de mamíferos terrestres autóctonos han sido reconocidas científicamente para el archipiélago cubano, constituido por la Isla de Cuba (105,000 km²), la Isla de la Juventud (3,000 km²), y más de 4 mil islotes y cayos satélites. De estas especies, 56% se conocen únicamente por restos fósiles precolombinos. Consecuentemente, las especies conocidas en estado viviente después del Descubrimiento, son un insectívoro, 27 murciélagos y 11 roedores, que conforman una fauna en extremo empobrecida y marcadamente desbalanceada (cuadro 1).

Doce taxa, nueve especies endémicas, ocho de ellas pertenecientes a géneros endémicos, una especie extinta fuera de Cuba y dos subespecies endémicas, clasifican en alguna de las categorías poblacionales reconocidas por la UICN: extintas, una especie de roedor y una subespecie de murciélago; en peligro, una especie de insectívoro, tres especies de roedores, y una subespecie de murciélago; amenaza-

Cuadro 1. Composición de la fauna cubana de mamíferos terrestres. El nivel taxonómico del endemismo se indica mediante asteriscos: ***género endémico, **especie endémica, *subespecie endémica. La situación poblacional responde a la clasificación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN): EX (extintas), EP (en peligro), AM (amenazadas), FR (frágiles). También se indican los taxa aparentemente libres de riesgo (FP). El estado de conservación de los mamíferos cubanos fue revisado anteriormente en una sola ocasión (Silva Taboada, 1974).

		ESTADO DE CONSERVACIÓN				
		EX	EP	AM	FR	FP
INSECTIVORA						
Solenodontidae						
	** <i>Solenodon cubanus</i>		X			
CHIROPTERA						
Noctilionidae						
	<i>Noctilio leporinus mastivus</i>					X
Mormoopidae						
	<i>Mormoops blainvillii</i>					X
*	<i>Pteronotus macleayi macleayi</i>					X
	<i>Pteronotus parnellii parnellii</i>					X
*	<i>Pteronotus quadridens quadridens</i>				X	
Phyllostomidae						
	<i>Macrotus waterhousii minor</i>					X
	<i>Brachyphylla nana nana</i>					X
	<i>Erophylla sezekorni sezekorni</i>					X
	<i>Phyllonycteris poeyi</i>				X	
	<i>Monophyllus redmani clinedaphus</i>				X	
	<i>Artibeus jamaicensis parvipes</i>					X
*	<i>Phyllops falcatus falcatus</i>					X
Natalidae						
	<i>Natalus lepidus</i>					X
*	<i>Natalus micropus macer</i>					X
*	<i>Natalus major primus</i>		X			
Vespertilionidae						
	<i>Eptesicus fuscus dutertreus</i>					X
*	<i>Eptesicus fuscus petersoni</i>					X

Cuadro 1. Continuación...

	ESTADO DE CONSERVACIÓN				
	EX	EP	AM	FR	FP
* <i>Lasiurus borealis pfeifferi</i>					X
<i>Lasiurus intermedius insularis</i>					X
* <i>Nycticeius humeralis cubanus</i>					X
* <i>Antrozous pallidus koopmani</i>					X
Molossidae					
<i>Eumops glaucinus glaucinus</i>					X
* <i>Eumops perotis gigas</i>		X			
* <i>Molossus molossus tropidorhynchus</i>				X	
** <i>Mormopterus minutus</i>					X
<i>Nyctinomops laticaudatus yucatanicus</i>				X	
<i>Nyctinomops macrotis</i>					X
<i>Tadarida brasiliensis muscula</i>					X
RODENTIA					
Capromyidae					
* <i>Capromys pilorides doceleguas</i>					X
* <i>Capromys pilorides gundlachianus</i>					X
* <i>Capromys pilorides pilorides</i>					X
* <i>Capromys pilorides relictus</i>					X
*** <i>Mesocapromys angelcabrerai</i>				X	
*** <i>Mesocapromys auritus</i>			X		
*** <i>Mesocapromys nanus</i>			X		
*** <i>Mesocapromys sanfelipensis</i>		X			
*** <i>Mysateles arboricolus</i>				X	
*** <i>Mysateles garridoi</i>			X		
*** <i>Mysateles gundlachi</i>				X	
*** <i>Mysateles melanurus</i>					X
*** <i>Mysateles meridionalis</i>				X	
*** <i>Mysateles prehensilis</i>					X

das, cuatro especies de roedores; frágiles, una especie de murciélago. Estos doce taxa se tratan seguidamente, agrupados bajo sus órdenes respectivos.

Insectívoros

Los solenodones constituyen una familia relictas de insectívoros, con sendas especies vivientes en las islas de Cuba y de La Española (Fig. 1). La sistemática, evolución y biogeografía del grupo han sido tratadas con suficiente profundidad (McDowell, 1958; MacFadden, 1980), y es posible que el género *Solenodon* pudiera haberse derivado de insectívoros soricomorfos de Norteamérica, que invadieron las Antillas Mayores en el Eoceno o el Oligoceno temprano (Woods, 1990).

La historia natural del almiquí (*Solenodon cubanus*), el mayor de los insectívoros americanos, ha sido muy poco estudiada, dada la rareza de la especie en todos los tiempos; incluso, ha sido menos estudiada que la de su congénere de La Española (*Solenodon paradoxus*). La más completa historia y actualización sobre los hallazgos del almiquí, desde su descubrimiento en 1836, puede encontrarse en Piechocki (1987), y se han dado a conocer observaciones sobre su comportamiento, principalmente en cautiverio (Barbour, 1944; Bofill, 1946; Cañas Alcocer, 1971; Varona, 1983), así como sobre las características de su hábitat en bosques pluviales del extremo oriental de Cuba y sobre las peculiaridades de las madrigueras que construye en esa región (Eisenberg y González, 1982).

En condiciones naturales, el almiquí, de hábitos nocturnos, consume grandes cantidades de insectos, pero también lombrices, orugas, miriápodos, arácnidos, cangrejos de tierra, ranas, lagartos, culebras y huevos de aves. Habita en madrigueras comunales que excava entre las raíces de grandes árboles, o entre rocas de gran tamaño, y ocasionalmente se refugia en el interior de troncos huecos caídos. Se ha sugerido que *Solenodon cubanus* y *S. paradoxus* podrían vivir más de 10 años, producen una cría anualmente y adquieren la madurez sexual después de los 18 meses de edad (Eisenberg y González, 1982). No se ha logrado reproducir el almiquí en cautiverio.

Aunque en otro tiempo *S. cubanus* ocupó hábitats favorables en todo el territorio de la Isla de Cuba a juzgar por la evidencia paleontológica disponible, su distribución se limita hoy día a unos pocos sitios muy puntuales de la Sierra Maestra (provincias de Santiago de Cuba y Granma) y de las elevaciones del nordeste de la Provincia de Huguín y el norte de la Provincia de Guantánamo, las cuatro provincias más orientales de la Isla de Cuba. Hasta mediados del pasado siglo también ocupó la zona montañosa entre Cienfuegos y Trinidad, hacia el



Figura 1. El solenodonte o alimiquí (*Solenodon cubanus*) es una especie en peligro de extinción por la destrucción del hábitat y otros factores antrópicos (foto: G. Silva).

centro de la Isla. La supuesta existencia actual de poblaciones relicto en las regiones central y occidental de Cuba (Varona, 1983) es altamente improbable.

Al descubrirse el alimiquí en 1836, el área que ocupaba en el extremo oriental de la Isla de Cuba era ya muy limitada, y continuó reduciéndose progresivamente, al punto que en varias ocasiones durante el presente siglo se pensó que la especie había desaparecido. A la declinación del alimiquí debe haber contribuido, aparte de la destrucción progresiva de los bosques naturales, la presencia de gatos y perros asilvestrados; los primeros pueden penetrar por los túneles de acceso a las madrigueras del alimiquí, mientras los segundos suelen depredarlo en el exterior del refugio. Otro mamífero introducido, la mangosta (*Herpestes auro-punctatus*), aunque eficiente depredador ampliamente diseminado a través de la isla principal, es de hábitos diurnos y no ha alcanzado los densos y húmedos bosques montanos preferidos por el alimiquí.

El factor de mayor riesgo para la sobrevivencia de *S. cubanus* lo constituye actualmente la explotación minera a cielo descubierto, que se practica extensivamente al norte de las provincias de Holguín y Guantánamo. En 1981, las poblaciones remanentes de la especie eran aún numerosas (Eisenberg y González, 1982). Aunque un sector relativamente extenso ocupado por el almiquí en dichas provincias forma parte de la Reserva Natural de Jaguaní, operada por la Academia de Ciencias, porciones significativas de dicha área han sido ya arrasadas por la actividad de la minería. En cuanto al otro núcleo de población del almiquí en las provincias orientales, en la Sierra Maestra, convertida actualmente en parque nacional, no se han observado individuos desde 1958.

Quirópteros

Evidentemente, Centroamérica ha sido la fuente principal para el poblamiento de las Antillas por los murciélagos, en tanto Sudamérica lo ha sido también en importante medida, pero sólo para los elementos más recientes (Koopman, 1989). Los murciélagos constituyen el grupo más numeroso y mejor estudiado entre las especies de mamíferos cubanos (Silva Taboada, 1979), y el nivel de conocimiento sobre su historia natural es comparativamente alto.

Los murciélagos no parecen tener muchos depredadores, salvo la lechuza *Tyto alba fuscata*, además sólo pocas especies de murciélagos son consumidas y éstas representa una parte minoritaria de la dieta del ave.

La introducción y el cultivo de frutales han beneficiado grandemente al murciélago frutero *Artibeus jamaicensis*; basta señalar que el 38% de las especies representadas en la dieta de este murciélago en Cuba son frutas cultivadas. Asimismo, el vasto plan de construcción de presas y embalses que se lleva a cabo actualmente en Cuba (implicada la siembra de peces), pudiera representar un factor decisivo en el eventual crecimiento poblacional del murciélago pescador (*Noctilio leporinus*). De igual forma, la agricultura extensiva, promotora habitual de gigantesas poblaciones de insectos fitófagos, podría representar una fuente importante de alimento para las especies insectívoras, que constituyen una parte absolutamente mayoritaria de la fauna cubana de murciélagos.

La deforestación extensiva y la práctica de eliminar los cayos de monte y la vegetación riparia constituyen una seria amenaza para la sobrevivencia de los murciélagos que utilizan plantas como refugio diurno, particularmente las especies estrictamente arborícolas. Sin embargo, el hecho de que algunas de esas especies hayan pasado a ocupar estructuras arquitectónicas en el lapso de unos pocos siglos,

constituye una indicación de la capacidad de dichas especies para evadir los efectos negativos de esta forma de influencia antrópica. Quizás, la mayor amenaza sobre los murciélagos es el uso extensivo de pesticidas organoclorados. Sin embargo, el conocimiento presente no permite evaluar el significado de este factor en Cuba.

La espeleología exhibe en Cuba un desarrollo creciente. Con todo lo inocua que pudiera parecer la simple visita a cuevas, la práctica intensiva de esta actividad puede causar la declinación poblacional de los murciélagos que habitan cavernas, especialmente de los cavernícolas obligatorios. Aunque los murciélagos no sean directamente perturbados, la presencia humana en las cuevas ocasiona perjuicios diversos a estos animales. En la época de lactancia, por ejemplo, es frecuente que las madres, al huir despavoridamente ante la presencia del visitante, dejen caer a las crías al suelo, de donde no las pueden recuperar. Asimismo, las especies que manifiestan relajamiento termorregulatorio durante el reposo diurno se ven compelidas a alterarse (aún sin que el visitante se percate de su presencia) lo cual entraña un gasto adicional de energía.

Algunas especies de murciélagos diseminan semillas y polinizan. Si se considera que la mayoría de los murciélagos cubanos son insectívoros (varias de las especies, extraordinariamente abundantes), y que los mismos se distribuyen ampliamente a través del país, hay que concluir que el impacto ecológico de estos animales es considerable.

Una especie y dos subespecies de murciélagos, las tres endémicas de Cuba a sus respectivos niveles taxonómicos, deben ser incluídas, por su situación poblacional o por los riesgos potenciales a que están expuestas, bajo alguna de las categorías establecidas por la UICN.

Eumops perotis gigas (murciélago mastín gigante): Especie extinta. La descripción de esta subespecie está basada en un individuo colectado en 1839 en circunstancias desconocidas, en la loma El Taburete, Cayajabos, Provincia Habana (Gundlach, 1877). No se ha vuelto a capturar otro ejemplar de esta subespecie, y todas las pesquisas practicadas en la localidad tipo han resultado infructuosas.

Natalus major primus (murciélago patilargo mayor): Especie en peligro. Fue descrita a partir de restos fósiles descubiertos en 1917 en una cueva de la región oriental de Cuba (Anthony, 1919). Desde entonces, sus restos han aparecido abundantemente en numerosos yacimientos fosilíferos cavernarios a lo largo de la Isla de Cuba y en la Isla de la Juventud, razón por la cual fue siempre considerada una forma extinta. A mediados de 1992, una nutrida colonia de este murciélago fue hallada viviendo

en una cueva de la Península de Guanahacabibes, en el extremo occidental de la Isla de Cuba, circunstancia de la cual esta constituye la primera comunicación escrita. Actualmente, se estudian las condiciones ecológicas de esta población relictiva y se tramita la declaración oficial de la espelunca como monumento local.

Phyllonycteris poeyi (murciélago de las cuevas calientes): Especie frágil. Este murciélago, estrictamente polínivoro, exhibe la máxima especialización en la selección de su refugio diurno, cuyo microclima interior modifica. El hacinamiento de millares de sus individuos en cavernas de entrada única, determina por irradiación del calor corporal el calentamiento del aire interior, cuya renovación es lenta debido a lo reducido de las entradas a las cuevas, que actúan como trampas térmicas. Por otra parte, la orina y alguna pérdida evaporativa de los murciélagos, así como el drenaje de la propia cueva, unidos a la falta de circulación del aire, determinan la elevada humedad atmosférica, a cuya conservación contribuye el guano por sus cualidades higroscópicas. El efecto combinado de estos factores crea las llamadas "cuevas calientes", fuera de las cuales *P. poeyi* no puede vivir debido a sus exigencias metabólicas (Silva Taboada, 1977). Aunque la especie es altamente gregaria y está distribuida a través del territorio cubano, el hecho de que su población total esté concentrada en unas pocas cuevas calientes conlleva un riesgo significativo ante la eventualidad de que sus refugios sean perturbados.

Roedores

Los jutías (familia Capromyidae) probablemente se originaron a partir de la invasión de las Antillas Mayores por un histricoñato ancestral, directamente desde Sudamérica, a fines del Oligoceno o principios del Mioceno (Woods, 1990). La riqueza de especies de caprómidos en Cuba incluye a 17 especies conocidas sólo por restos fósiles y 11 en estado viviente, y se debe a la geografía (una isla grande, con regiones montañosas aisladas, rodeada de numerosos microarchipiélagos), que ha propiciado una proliferación de especies durante los ciclos climáticos del Pleistoceno. De los caprómidos sobrevivientes en las Antillas, 77% están confinados al archipiélago cubano (Woods, 1989).

Los géneros *Mesocapromys* y *Mysateles* son considerados distintos de *Capromys* (Kratochvíl *et al.*, 1978; 1980), pero el complejo y espectacular proceso de radiación evolutiva de los caprómidos antillanos, dista mucho de estar adecuadamente esclarecido (Kratochvíl *et al.*, 1978).

Las jutías son roedores fitófagos, de talla comparativamente grande (2.5-7.0 kg *Capromys*; 0.5-2.0 kg *Mysateles*; menos de 1 kg *Mesocapromys*). Tres de las especies vivientes fueron descritas en el siglo pasado: la jutía conga (*Capromys pilorides*), de amplia distribución y abundante a través del archipiélago cubano; la jutía carabalí (*Mysateles prehensilis*), común en la Isla de Cuba, aunque no tanto en las provincias orientales, y la jutía andaraz (*Mysateles melanurus*), menos común que las otras dos y distribuida esporádicamente en las cinco provincias más orientales, a las cuales, al parecer, siempre estuvo confinada. Prácticamente, toda la información biológica y ecológica de que se dispone en relación con las jutías cubanas está basada en estas tres especies (en menor grado la jutía andaraz), ninguna de las cuales constituye motivo de mayores preocupaciones conservacionistas en el presente. De ellas, sólo la jutía conga tiene interés cinegético y su caza está regulada jurídicamente. De las restantes especies de jutías, dadas a conocer en el siglo XX, el desconocimiento sobre su historia natural es casi absoluto.

Entre 1901 y 1911 se describieron las subespecies de las jutías conga y carabalí, habitantes de la Isla de la Juventud. Recientemente, la segunda de esta subespecie fue elevada al rango de especie y restringida su distribución a la porción norte de la Isla. Las poblaciones de la porción sur son consideradas como especie distinta (Varona, 1986). Ambas son reconocidas actualmente como especies amenazadas, por la declinación numérica de sus poblaciones; la de la porción norte (*Mysateles gundlachi*) se refugia en palmas (*Roystonea regia*, *Coccothrinax wrighti*, y *Copernicia curtissi*); la de la porción sur (*Mysateles meridionalis*) lo hace en los bosques semidecíduos al norte de Caleta Cocodrilos.

En 1917 se descubrió otra especie de caprómido, la jutía enana (*Mesocapromys nanus*), en la Ciénaga de Zapata, el humedal mayor y faunísticamente más importante del Caribe, situada al sur de la Provincia de Matanzas, en la región occidental de la Isla de Cuba. La jutía enana no ha sido encontrada viviendo fuera de la Ciénaga de Zapata, donde ocupa islotes de hierba cortadera (*Cladium jamaicense*) dentro del pantano, en el que se cree que construye nidos pero el hallazgo de restos fósiles atribuibles a *M. nanus* en otras provincias de la isla atestigua que otrora estuvo ampliamente distribuida. En todo tiempo la jutía enana fue escasísima en Zapata, y los últimos individuos que se conocen fueron capturados allí y datan de 1937 (Böker, 1939). Desde entonces no se la ha logrado ver en su hábitat preferencial sometido en las últimas décadas a frecuentes incendios, aunque algunos habitantes de la ciénega afirman que todavía subsiste en otras zonas de la región; entre tanto, *M. nanus* debe considerarse una especie en peligro. La Ciénaga de Zapata ha sido declarada parque nacional.

Con el impetuoso desarrollo socioeconómico iniciado en Cuba a partir de 1959, las extensas regiones microinsulares periféricas a la Isla de Cuba, que hasta entonces habían permanecido prácticamente intangibles, comenzaron a ser visitadas, entre otras causas, debido al auge que experimentaron las exploraciones científicas, así como a la organización de numerosas cooperativas pesqueras dedicadas a explotar los recursos marinos en toda la plataforma insular. Propiciado por estas circunstancias, entre 1967 y 1974 se descubrieron cuatro especies pequeñas de jutías, confinadas en cayos de distintos microarchipiélagos. Estas especies son:

Mysateles garridoi (jutía de Garrido): Especie en peligro. Conocida únicamente por los restos momificados de un individuo (cráneo sin mandíbula, columna vertebral, costillas, coxales, miembro posterior izquierdo, y parte de la piel) hallados en un pequeño cayo bajo y arenoso, situado frente al embarcadero de Cayo Largo, Archipiélago de los Canarreos, al suroeste de la Isla de Cuba (Varona, 1970b). El cayuelo, carente de agua dulce, está densamente poblado de mangle rojo (*Rhizophora mangle*), mangle prieto (*Avicennia nitida*), arbustos de yana (*Conocarpus erecta*) y palmetos (*Thrinax* sp.). La jutía ha sido buscada infructuosamente en ocasiones posteriores, pero se han observado presuntas evidencias de su presencia en los colindantes cayos Majá y Piedra.

Mesocapromys auritus (jutía rata): Especie en peligro. Habita exclusivamente en Cayo fragoso, pequeño islote del Archipiélago de Sabana al norte de la región central de Cuba, donde no existe tierra firme ni aún en marea baja (Varona, 1970a). La jutía vive sobre el mangle rojo, se alimenta de esta planta y sobre sus raíces construye nidos comunales por encima del nivel de la marea alta. Nada lenta y torpemente, circunstancia en que puede ser apresada con relativa facilidad. Hasta hace poco, la población de la jutía rata se mantenía aparentemente estable.

Mesocapromys sanfelipensis (jutía de la tierra): Especie extinta. Descubierta en 1970 en cayo Juan García, uno de los que integran la cayería de San Felipe (al suroeste de la Isla de Cuba) y el único del conjunto ocupado por la especie (Varona y Garrido, 1970). La vegetación del cayo consta de manglar, bosque siempreverde y plantas suculentas y gramíneas. Durante el día, la jutía se encontraba exclusivamente entre la hierba de vidrio (*Salicornia perennis*), pero se alimentaba de noche en otros tipos de vegetación. La jutía de la tierra, que al descubrirse se consideró muy escasa, no se ha vuelto a encontrar, no obstante habérsela buscado afanosamente en repetidas visitas al pequeño cayo. Tampoco se han encontrado evidencias indirectas de su

subsistencia. En 1970, la presencia de la rata de campo (*Rattus rattus*) en el cayo se circunscribía a unas pocas chozas construídas por pescadores de la zona; pero en 1980 las ratas habían invadido todo el cayo (A.I. Frías, com. pers.). Por otra parte, se tiene noticias de que en ocasiones, el Cayo ha sido incendiado con el propósito de diezmar la plaga de mosquitos para facilitar la extracción de madera. Todo lo que queda de la jutía son cinco pieles (y cráneos) de estudio depositados en el Instituto de Ecología y Sistemática de la Academia de Ciencias de Cuba.

Mesocapromys angelcabrerai (conguino): Especie amenazada. Habita en manglares de la costa sur de la Provincia de Camagüey (Júcaro) y en algunos cayos de mangle en el colindante Golfo de Ana María (Varona, 1979). Ocupa sólo el mangle rojo, sobre cuyas raíces construye nidos comunales similares a los de la jutía rata y, como ésta, nada lenta y torpemente. Numéricamente, las poblaciones del conguino son escasas tanto en el manglar de Júcaro como en los cayos de Ana María.

El hecho de que una absoluta mayoría de los miles de cayos que rodean a la Isla de Cuba hayan permanecido hasta hace muy poco tiempo libres de la intervención humana y de la presencia de mamíferos introducidos (como el perro y el gato asilvestrados, la mangosta o la rata), seguramente ha determinado que las pequeñas jutías microinsulares sobrevivieran hasta nuestros días. La reciente extinción de *Mesocapromys sanfelipensis* en cayo Juan García así parece confirmarlo. Al propio tiempo, esta circunstancia hace plausible la presunta existencia de especies adicionales en otras cayerías del país. Por estas razones, proveer del más efectivo régimen de protección a determinados cayos es un imperativo jurídico y administrativo del estado cubano, sobre todo ahora que el país instrumenta un ambicioso programa de desarrollo turístico en varias de las regiones microinsulares.

Mysateles arboricolus: Es la última de las jutías descubiertas en la isla principal del archipiélago cubano. La descripción de la especie está basada en un individuo capturado en vegetación ruderal, en los alrededores de El Coco, 12 km al oeste de la ciudad de Holguín (Kratovichil *et al.*, 1978), pero su validez ha sido cuestionada (Woods, 1989). En espera de información concluyente, esta jutía es descrita aquí tentativamente como especie amenazada.

CONSERVACIÓN

En 1959, cuando una revolución popular asumió el poder en Cuba, la cubierta forestal había sido reducida hasta un 14% del territorio insular, y diversas calamida-

des hacían sentir sus efectos a través del país, como resultado de la explotación irracional a que habían estado sometidos los recursos naturales en etapas anteriores. No obstante, después de 1959 el ritmo de modificación ambiental experimentó una marcada aceleración, debido a que en un espacio de tiempo relativamente muy corto, el gobierno revolucionario instrumentó transformaciones económicas y sociales de muy largo alcance y la moderna tecnología al servicio del desarrollo en esta etapa implicó un aumento significativo de la potencialidad para alterar el ambiente. Así, en su más reciente edición, el Atlas Nacional de Cuba presenta una clasificación de la modificación del paisaje causada por acción humana, en la que la categoría identificada como paisaje altamente modificado casi ha triplicado su área desde 1959.

Algunas cifras comparativas pueden dar una idea de la magnitud de las transformaciones socioeconómicas operadas en Cuba durante los últimos 40 años, particularmente aquellas relacionadas directa o indirectamente con la calidad del medio natural y, por ende, con el estado de conservación de la fauna autóctona. Por ejemplo, con un territorio de alrededor de 111,000 km², la población de Cuba es actualmente de casi 100 habitantes por kilómetro cuadrado, relación comparable a la de los países de más alta densidad demográfica. Entre 1959 y 1990 la mortalidad infantil se redujo de 60 a 12 por cada mil nacidos vivos y la expectativa de vida aumentó de 55 a 75 años. Durante el período en cuestión, se crearon nuevos empleos en función de extensivos planes de desarrollo agrícola, industrial, y urbano. Entre otras realizaciones, se establecieron miles de nuevos asentamientos humanos y centros industriales; se construyeron carreteras que suman 30 veces el largo de la Isla de Cuba, y la reserva de agua en presas y embalses aumentó en 5 billones de metros cúbicos. Actualmente, 70% del territorio nacional es dedicado a la agricultura y la ganadería, y sólo subsisten áreas naturales o seminaturales en algunas regiones montañosas o costeras, así como en los microarchipiélagos que rodean al país. La reforestación ha permitido elevar la cubierta boscosa hasta un 18% del territorio, pero el crecimiento demográfico la sitúa en 0.9 ha de bosque por habitante, uno de los indicadores más bajos en Latinoamérica. La esfera educacional recibió también un impulso significativo. El analfabetismo fue erradicado en breve plazo, y la enseñanza fue reorientada en función de las necesidades del desarrollo. El número total de estudiantes, en todos los niveles de enseñanza, aumentó de 800 mil en 1959 a más de 3 millones en 1989. La creación de la Academia de Ciencias, en 1962, sentó las bases del potencial científico y técnico necesario para el desarrollo. La radio, la televisión y otros servicios educativos, culturales y recreativos, alcanzaron los más remotos parajes del país.

Durante la década de los años 70, una preocupación creciente por la calidad ambiental, unida al reconocimiento mundial de la crisis ecológica global, urgieron al gobierno cubano a incluir los temas ambientales en la agenda del planeamiento socioeconómico. La responsabilidad social por el cuidado y protección de la naturaleza quedaba plasmada en la nueva Constitución de la República, aprobada en 1975, y en 1981 la Ley sobre la Protección del Ambiente y Uso Racional de los Recursos Naturales establecía la política ambiental de la nación, identificaba los recursos específicos amparados por la Ley, y creaba el sistema administrativo y jurídico pertinente.

En el período subsiguiente, el énfasis estuvo puesto en el control de la contaminación industrial, el mejoramiento de los suelos erosionados, el incremento de la cobertura forestal y la recuperación de las áreas afectadas por la minería superficial o por la extracción de materiales constructivos. Al propio tiempo, la investigación científica y técnica fue orientada hacia la búsqueda de las soluciones adecuadas. Asimismo, se diseñaron métodos de control y estándares operacionales para prevenir el daño ecológico, y se introdujo la evaluación del impacto ambiental de los proyectos como parte obligada del proceso para la toma de decisiones. Por otra parte, se han instrumentado programas de educación ambiental en la enseñanza primaria, y se hacen esfuerzos por extenderlos a los niveles medio y superior del sistema nacional de educación.

Internacionalmente, Cuba ha asumido como signataria la Convención Mundial sobre la Protección de la Herencia Cultural y Natural, y ha suscrito la Convención sobre la Protección del Ambiente Marino en la Gran Cuenca Caribeña y la Convención sobre el Tráfico Internacional de Especies Amenazadas de la Flora y la Fauna (CITES). Además, distintas instituciones cubanas participan en acuerdos cooperativos con varias organizaciones internacionales, tales como El Hombre y la Biosfera o la Red Latinoamericana de Áreas Protegidas de Flora y Fauna.

Dentro del esfuerzo realizado en la esfera de la protección ambiental, el recurso menos favorecido ha sido la fauna nativa, no obstante estar en la situación más crítica, expuesta actualmente a impactos tales como la aplicación de prácticas silviculturales impropias, la liberación de animales exóticos en áreas naturales, o la promoción masiva del campismo turístico sin la indispensable prevención de sus efectos ecológicos. A pesar de la promulgación de numerosas regulaciones jurídicas para la protección de la fauna, éstas son violadas con demasiada frecuencia, y el tráfico ilegal de especies silvestres no ha podido ser erradicado.

Un factor que incide en esta situación es la escasez de popularización científica de los valores naturales del país. Sólo muy recientemente se ha comenza-

do a responder modestamente a esta deficiencia mediante la publicación de algunos libros sobre animales cubanos y la aparición esporádica de artículos periodísticos y programas de radio o televisión sobre este tema. En este contexto se inscribe el importante papel a desempeñar por los museos de historia natural, que ya comienzan a sustituir sus viejos leones y elefantes por los elementos más representativos de la fauna autóctona en cada localidad.

En otro orden de cosas, distintas agencias gubernamentales, involucradas de una u otra manera en el uso del medio natural, han declarado áreas protegidas de diverso tipo (entre éstas, varios refugios de fauna). Desafortunadamente, el hecho de que estas áreas hayan sido establecidas de manera independiente determina que las mismas carezcan de la necesaria coherencia sistemática, incluso algunas están protegidas sólo en el papel o les falta el soporte técnico o financiero para su efectivo funcionamiento. Pero, además, no existe suficiente información básica sobre la biología y la distribución de muchos de los grupos taxonómicos de la fauna cubana. El monitoreo en áreas protegidas apenas ha comenzado, y donde se ha hecho no ha tenido la continuidad necesaria para medir la dirección y la tasa de los cambios. Resulta significativo que la publicación de un libro rojo de las especies amenazadas, que en tan alto grado contribuiría a impulsar el monitoreo, no se haya materializado todavía. Afortunadamente, desde 1989 nuevos instrumentos jurídicos han regulado la estructura, organización y funcionamiento del sistema nacional de protección ambiental, con la creación de una comisión nacional para los asuntos ambientales (adscrita al Consejo de Ministros) y el reconocimiento de once subsistemas protectivos, de acuerdo con los distintos tipos de recursos. Además, se ha aprobado la creación de un nuevo sistema nacional de áreas protegidas, diseñado con una percepción más realista de sus posibilidades. Este sistema consta de una red nacional de 55 áreas y numerosas redes provinciales, hasta un total de 287 áreas. La red nacional incluye 12 áreas turísticas, 11 áreas de manejo integral, 9 refugios de fauna, 8 reservas florísticas, 5 parques nacionales, 5 reservas naturales, 4 reservas de la biósfera y un parque nacional marino. El conjunto de todas las áreas protegidas abarca el 12.2% del territorio cubano.

Es bien conocido el hecho de que, durante más de tres décadas, Cuba ha librado una batalla tenaz contra la pobreza y la ignorancia, en magnitud sin precedente en países del Tercer Mundo. Erradicar la pobreza y la ignorancia es ciertamente una condición indispensable para la bonanza ecológica, aunque no una garantía *per se* de qué tan deseable estado pueda alcanzarse y mantenerse.

En estos momentos, Cuba resiste la deplorable situación económica causada por el colapso de la otra comunidad de estados socialistas y por el endurecimiento

del bloqueo comercial impuesto por el gobierno de los Estados Unidos. En tales circunstancias, resulta imprevisible si el país podrá continuar colocando en un mismo plano de las preocupaciones sociales la satisfacción de las necesidades inmediatas y el bienestar de las generaciones futuras, única manera de enfrentar con éxito el reto ambiental.

ABSTRACT

A brief account of the mammalian diversity in Cuba is provided. Approximately 38 species are currently recognized as living species, while a similar number is known only from archaeological records. An insectivore (Solenodontidae), 26 bats (Noctilionidae, Mormoopidae, Phyllostomidae, Natalidae, Vespertilionidae, and Molossidae) and 10 rodent species (all Capromyidae) are known. Two species are regarded as extinct in recent times while other 13 taxa face different threats. The severe reduction in species richness and their distribution within keys and islands is largely due to habitat destruction and some overhunting. Despite several areas are protected as parks and reserves, the fate of Cuban mammals depends on balancing increasing social problems with environmental demands. A brief description of the status of the protection of Cuban mammals is advanced.

LITERATURA CITADA

- Anthony, H.E. 1919. Mammals collected in Eastern Cuba in 1917, with descriptions of two new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 41:625-643.
- Barbour, T. 1944. The Solenodons of Cuba. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 23:1-8.
- Bofill, J. 1946. Datos y documentos que sobre el almiquí (*Solenodon poeyanus* Barbour, 1944) existen en este museo. *Publicación Ocasional del Museo Municipal "Emilio Bacardí Moreau"*, Santiago de Cuba, 3:1-5.
- Böker, H. 1939. Die aussterbende Zwergbaumratte *Capromys nana*. *Die Umschau*, 23:132.
- Cañas Alcober, R. 1971. The last almiquis (*Solenodon cubanus*) in captivity. *Zoologischen Garden*, 40:1-3.
- Eisenberg, J.F. y N. González. 1982. *The natural history of Solenodon cubanus*. Abstract of Third International Theriological Congress, Helsinki.
- Gundlach, J. 1877. *Contribución a la mamalogía Cubana*. Imprenta G. Montiel, La Habana.
- Koopman, K.F. 1989. A review and analysis of the bats of the West Indies. Pp. 635-644, en: *Biogeography of the West Indies: past, present, and future* (C.A. Woods, ed.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Kratochvíl, J., L. Rodríguez y V. Barus. 1978. Capromyinae (Rodentia) of Cuba (I). *Acta Scientiarum Naturalium Brno*, 12:1-60.

- Kratochvíl, J., L. Rodríguez y V. Barus. 1980. Capromyinae (Rodentia) of Cuba (II). *Acta Scientiarum Naturalium Brno*, 14:1-46.
- MacFadden, B.J. 1980. Rafting mammals or drifting islands: biogeography of the Greater Antillean insectivores *Nesophontes* and *Solenodon*. *Journal of Biogeography*, 7:11-22.
- McDowell, S.B., Jr. 1958. The greater Antillean insectivores. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 115:117-214.
- Piechoki, R. 1987. Über die Entdeckung und das Vorkommen des Kuba-Schlitzzrüsslers, *Solenodon cubanus* Peters (Insectivora, Mammalia). *Zoologischen Garten, Jena*, 57:241-256.
- Silva Taboada, G. (ed.). 1974. *Las especies amenazadas de vertebrados cubanos*. Instituto de Zoología, Academia de Ciencias de Cuba, La Habana.
- Silvia Taboada, G. 1977. Algunos aspectos de la selección de hábitat en el murciélago *Phyllonycteris poeyi* Gundlach in Peters, 1861 (Mammalia: Chiroptera). *Poeyana*, 168:1-10.
- Silvia Taboada, G. 1979. *Los murciélagos de Cuba*. Editorial Academia, La Habana.
- Varona, L. S. 1970a. Nueva especie y nuevo subgénero de *Capromys* (Rodentia: Caviomorpha) de Cuba. *Poeyana*, 73:1-18.
- Varona, L. S. 1970b. Descripción de una nueva especie de *Capromys* del sur de Cuba. *Poeyana*, 74:1-16.
- Varona, L.S. 1979. Subgénero y especie nuevos de *Capromys* (Rodentia: Caviomorpha) para Cuba. *Poeyana*, 194:1-33.
- Varona, L.S. 1983. Remarks on the biology and zoogeography of *Solenodon* (*Atopogale*) *cubanus* Peters, 1861 (Mammalia, Insectívora). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 53:93-98.
- Varona, L.S. 1986. Táxones del subgénero *Mysateles* en Isla de la Juventud, Cuba. Descripción de una nueva especie (Rodentia; Capromyidae; *Capromys*). *Poeyana*, 315:1-12.
- Varona, L.S. y O.H. Garrido. 1970. Vertebrados de los Cayos de San Felipe, Cuba, incluyendo una nueva especie de jutía. *Poeyana*, 75:1-26.
- Woods, C.A. 1989. The Biogeography of West Indian Rodents. Pp. 741-798, en: *Biogeography of the West Indies: Past, Present, and Future* (C.A. Woods, ed.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Woods, C.A. 1990. The Fossil and Recent land Mammals of the West Indies: an analysis of the origin, evolution, and extinction of an insular fauna. Pp. 641-680, en: *Biogeographical Aspects of Insularity*. Accademia Nazionale dei Lincei, Roma, Italia.

MAMÍFEROS DEL ECUADOR

LUIS ALBUJA V.

Departamento de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador.

INTRODUCCIÓN

Ecuador está ubicado al noroccidente de América del Sur; es atravesado por la línea equinoccial y su extensión es de 256,370 km². Un elemento dominante del relieve sudamericano, y de Ecuador, es la Cordillera de los Andes, que divide al territorio continental ecuatoriano en tres regiones. La Región Costera, de un ancho variable (20-200 km), se halla entre el Océano Pacífico y las estribaciones andinas; la topografía es baja y más o menos plana, interrumpida por algunos sistemas montañosos paralelos al perfil costanero, que no superan los 800 m de altitud. La Región Andina está formada por las cordilleras Occidental y Real, que recorren al país de norte a sur y se hallan conectadas por numerosos ramales transversales o nudos. Finalmente, la Región Oriental o Amazónica, se extiende de las estribaciones andinas hacia la cuenca amazónica. La porción más cercana a la cordillera Andina es irregular, con ramales montañosos paralelos a la cordillera Real y se le denomina Alta Amazonía. Además, la región Insular o Archipiélago de Colón o Galápagos se halla situada en el Océano Pacífico, a 972 km de las costas continentales y está integrada por varias islas mayores, islotes y rocas de origen volcánico.

Cada una de las regiones naturales de Ecuador presenta una gama de climas y hábitats, consecuencia de su amplio rango altitudinal que oscila entre el nivel del mar y los 6,300 msnm, de su posición geográfica y de la influencia de las dos corrientes marinas, la fría de Humboldt y la cálida de El Niño. Estas corrientes y la cordillera de los Andes tienen un efecto modificador y regulador del clima.

El territorio continental tiene ecosistemas muy cálidos y húmedos con precipitaciones que superan los 5,000 mm anuales, como es el caso de la zona occidental, cercana a los límites con Colombia o de la alta Amazonía y, al mismo tiempo, cuenta con tierras secas y semidesérticas, con precipitaciones de unos 350 mm anuales, como el sector suroccidental, que limita con el desierto peruano de

Piura. En las zonas altoandinas se hallan los páramos y glaciares con temperaturas de alrededor de los 0° C.

La región insular también es un mosaico de ambientes. En general, las islas de gran extensión tienen tres zonas de vida, la baja o del litoral seca, cubierta de lava, con matorral espinoso; la de transición, con vegetación arbustiva y la alta, con árboles que dan la apariencia de bosque tropical. En las islas que alcanzan mayor altitud existe vegetación herbácea y el clima es frío.

Pese a su pequeña extensión, Ecuador compite en diversidad con países grandes de Sudamérica y supera a muchos de otras latitudes. Varios estudios florísticos estiman la existencia de 25,000 especies de plantas vasculares (Dodson, 1989). Según Balslev (1988) la mayor diversidad vegetal se encuentra en los bosques de las estribaciones entre los 900 y 3,000 msnm. Se estima que allí habita más de la mitad de las especies de plantas de Ecuador. En el país se han registrado 4,239 especies de vertebrados, que incluyen 1,600 aves, 362 mamíferos, 380 reptiles, 402 anfibios (Almendariz, com. pers.); 850 peces de agua dulce y 645 peces marinos (Albuja, obs. pers.; Barriga, com. pers.), aunque es probable que estos números estén subestimados. La gran riqueza natural está seriamente amenazada. Varias poblaciones animales han declinado e incluso desaparecido por diversas causas, principalmente, por la eliminación y alteración de los bosques naturales.

El propósito de este trabajo es resumir la información sobre la diversidad, endemismo y algunos aspectos del estado de la conservación de los mamíferos de Ecuador.

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOLÓGICO

De los vertebrados ecuatorianos, las aves y los mamíferos son los grupos mejor conocidos, tanto en la sistemática como en la distribución geográfica. Sin embargo, actualmente se siguen describiendo nuevas especies, principalmente quirópteros procedentes de las estribaciones occidentales.

Las primeras publicaciones de la fauna de mamíferos de Ecuador se remontan a fines del siglo XVIII (De Velasco, 1789). En esta obra se enlistan por lo menos 90 especies que habitaban en el Reino de Quito (Ecuador), basándose en observaciones y conversaciones realizadas con los pobladores. Más que un informe científico, este trabajo tiene el mérito de dar a conocer, por primera vez, los animales que poblaban lo que es hoy el territorio ecuatoriano.

En los siglos XIX y XX se efectuaron varias contribuciones sobre la sistemática y zoogeografía. Entre los principales autores se encuentra R. F. Tomes,

quien en las décadas de 1850 y 1860, basándose en las colecciones realizadas por el colector profesional y naturalista L. Fraser, publicó varios trabajos que contribuyeron al conocimiento de la sistemática y distribución de los mamíferos ecuatorianos (Tomes, 1856; 1863). Durante el último tercio del siglo XIX y principios del XX efectuó estudios de los especímenes obtenidos por colectores profesionales, tales como C. Buckley, G. Flemming, R. Miketta, P. O. Simons, G. Hammond, L. Söderstrom y W. Goodfellows. Por otra parte O. Thomas publicó varios trabajos de mamíferos, entre los que se destacan descripciones de especies y subespecies nuevas de primates, roedores, edentados, carnívoros y quirópteros (Thomas, 1895, 1900a, 1900b, 1901a, 1901b, 1902, 1904, 1905, 1906).

A principios del siglo XX, J. A. Allen, realizó varios trabajos basados en los mamíferos colectados por W. B. Richardson. Estos estudios contienen descripciones de especies nuevas y una lista de los mamíferos. A su vez, E. Lönnberg publicó trabajos basados en el material colectado por L. Söderstrom a principios de ese siglo (Lönnberg, 1913, 1921, 1922). Söderstrom efectuó la función de enlace y asistencia a varios científicos y naturalistas de diferentes países del mundo; además envió especímenes de mamíferos al Museo Real de Historia Natural de Estocolmo.

H. E. Anthony, curador de mamíferos del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, en la década de 1920, realizó numerosos estudios en distintas regiones de Ecuador, principalmente en la región Andina y publicó informes preliminares sobre los mamíferos ecuatorianos (Anthony, 1921, 1923, 1924). En algunas expediciones estuvo acompañado por G. H. Tate, quien también efectuó varios aportes científicos, con base en sus colecciones y al material depositado en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York.

Uno de los más destacados mastozoólogos del Neotrópico fue Angel Cabrera, quien escribió numerosos trabajos sobre los mamíferos de América del Sur, incluyendo descripciones de especies nuevas. Sus publicaciones más consultadas son "Los Mamíferos Sudamericanos" (Cabrera y Yepes, 1940), que contiene aspectos sobre las costumbres, alimentación, clasificación y distribución de los mamíferos y el "Catálogo de los Mamíferos de América del Sur" (Cabrera, 1958-1961), en el que se registran cerca de 230 especies para el Ecuador.

P. Hershkovitz, fue uno de los científicos que más ha contribuido al conocimiento de la sistemática, zoogeografía y otros aspectos biológicos de los mamíferos del Neotrópico y en particular de Ecuador (Hershkovitz, 1958, 1963a, 1963b, 1966a, 1966b, 1969, 1972). Sus publicaciones abarcan diferentes órdenes de mamíferos, principalmente de roedores y primates. Describió especies y subespecies

nuevas (Hershkovitz, 1938a, 1962) y efectuó revisiones de varios taxa (Hershkovitz, 1938b, 1977, 1982, 1983, 1984, 1987).

R. H. Baker (1974) dio a conocer el resultado de una colección de mamíferos. El material de estudio en su mayor parte estuvo formado por pieles, cráneos y otros restos comprados en una tienda de Santo Domingo de los Colorados. Por su parte, G. Orcés (Orcés, 1944, 1947; Orcés y Albuja, 1986, en prensa) ha contribuido con varias publicaciones relacionadas con los cánidos de Ecuador y registros de algunas especies de mamíferos. Su mayor aporte es la identificación, catalogación e inicio de la colección de mamíferos de la Escuela Politécnica Nacional de Ecuador.

Entre 1981 y 1984, A. Barnett, F. Robinson y C. Gordon, investigadores ingleses, efectuaron expediciones al Área de Recreación Cajas (zona andina del sur de Ecuador). En sus informes inéditos (Barnett y Gordon, 1984; Robinson y Barnett, 1981), registraron 16 especies pertenecientes a tres órdenes (quirópteros, roedores e insectívoros). Merece destacar el hallazgo de un roedor acuático nuevo, recientemente descrito con el nombre de *Chibchanomys orcesi* (Barnett, 1997; Jenkins y Barnett, 1997).

Desde 1981, R. Rageot y L. Albuja han efectuado estudios y colecciones de mamíferos en los bosques cercanos a Mera, provincia de Pastaza, localidad situada en las estribaciones de la Cordillera Real. Registraron por primera vez en Ecuador la presencia de *Monodelphis adusta* (Rageot y Albuja, 1986) y en otro artículo reciente, registraron 92 especies y presentaron información sobre aspectos biológicos y su estado de conservación (Rageot y Albuja, 1994, 1990).

Albuja (1982) publicó un libro sobre murciélagos de Ecuador, relacionado con estudios efectuados entre 1976 y 1980 en 143 localidades. Se registran 105 especies de murciélagos, entre las que se encuentran 18 especies nuevas para el país.

En 1983 se efectuó la Expedición Científico-Biológica al sistema del río Napo, con la participación de investigadores del Museo Field de Chicago y del Departamento de Ciencias Biológicas de la Escuela Politécnica Nacional, con el objeto de estudiar los peces y mamíferos del sector norte de la Región Amazónica de Ecuador. Los mamíferos fueron estudiados por R. Timm (Curador del Museo de Kansas) y L. Albuja. Durante este estudio se colectaron más de 1,000 especímenes de mamíferos, en su mayor parte murciélagos, roedores y marsupiales. Las publicaciones se encuentran en preparación.

Entre 1984 y 1987, L. Albuja y P. Mena efectuaron el estudio de los mamíferos del noroccidente, en el que registraron 100 especies; las colecciones se efectuaron en diferentes hábitats desde el nivel del mar hasta 1,500 msnm (Albuja y Mena, 1989, 1990).

En la última década se ha realizado un gran número de inventarios de fauna, como base para la evaluación de impactos ambientales, causados por obras civiles como carreteras, caminos vecinales, represas y proyectos hidroeléctricos y por la explotación petrolera. Los resultados de estos estudios se mantienen inéditos.

Albuja (1991) publicó la primera lista de mamíferos ecuatorianos con base en la información bibliográfica y las colecciones depositadas en la Escuela Politécnica Nacional desde 1929. En este trabajo se registraron 324 especies. Al momento se ha escrito la lista actualizada de los mamíferos del Ecuador (L. Albuja, obs. pers.), con registros de 362 especies.

La información de la mayoría de los mamíferos en peligro de extinción, los estudios de distribución, población y estado de la conservación son escasos. Albuja publicó en 1983 un artículo acerca de los mamíferos ecuatorianos considerados raros o en peligro de extinción, donde da a conocer el estado de la conservación de 35 especies. Suárez y García (1986) compilaron información de la extinción, catalogando a 25 especies de mamíferos como amenazadas. En el presente siglo se ha publicado un volumen de los mamíferos de Ecuador (Tirira, 2000).

A nivel de especies se efectuó un censo del mono *Ateles f. fusciceps* en la Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas, que permitió obtener datos sobre población, distribución geográfica y estado de conservación (Madden y Albuja, 1989). En el mismo año se realizó un estudio de los hábitos alimenticios y la distribución estacional del oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) en el páramo del volcán Antisana (Suárez, 1985).

El material obtenido en el proyecto Mamíferos del Noroccidente de Ecuador, ha servido de base para varios estudios con especies y grupos como la rata espinosa (*Proechimys semispinosus*; Albuja y Mena, 1987), los quirópteros del Noroccidente de Ecuador (Albuja y Mena, 1989) y las descripciones de cuatro especies de murciélagos nuevas para la ciencia.

Conservación Internacional de Washington y la Escuela Politécnica Nacional, realizaron una evaluación rápida de los ecosistemas de la Cordillera de la Costa en especial de la zona seca suroccidental. Los estudios de mamíferos se efectuaron en varios remanentes de bosques costeros, registrándose 54 especies y dándose a conocer el estado actual de la conservación de algunos mamíferos (Emmons y Albuja, 1992).

En 1993, investigadores de estas mismas instituciones llevaron a cabo otro programa de Evaluación Biológica Rápida del ecosistema de la Cordillera del Cóndor. Tres sitios fueron estudiados, en los que se incluye Achupallas (2,100 msnm) con características florísticas y ecológicas de los "Tepuis", que resultó ser



Figura 1. *Caenolestes condorensis* es una especie endémica de Ecuador descrita recientemente (Albuja y Patterson, 1996) con ejemplares de la cordillera del Condor (Foto: L. Albuja V.).

un nuevo ecosistema para el Ecuador. Los resultados registraron la presencia de 63 especies (Albuja y Luna, 1997), destacándose el hallazgo de una especie nueva de ratón marsupial que fue descrita como *Caenolestes condorensis* (Fig. 1; Albuja y Patterson, 1996).

La Estación Biológica del Cuyabeno en la amazonía ecuatoriana, ha jugado un papel muy importante en la elaboración de tesis, principalmente por estudiantes del Departamento de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Destacan estudios realizados con primates (Ulloa, 1988), el primer registro de *Callicebus torquatus* en Ecuador (Ulloa, 1986), las preferencias de hábitat, aspectos reproductivos y comportamiento de *Callicebus torquatus* (Campos, 1990), investigaciones adicionales de aspectos ecológicos y etológicos (Reyes, 1990), y el área de vida, comportamiento reproductivo y hábitats de *Saguinus nigricollis graellsii* (De la Torre, 1991). Otro trabajo, se refiere a la ecología del ocelote (*Leopardus pardalis*) en la estación y presenta una revisión taxonómica de los felinos en

Ecuador (Rodríguez, 1991). Los resultados de algunas de estas investigaciones se presentan en De Vries *et al.* (1993).

En 1991, investigadores de la Escuela Politécnica Nacional realizaron estudios de vertebrados del sector nororiental del Parque Nacional Yasuní, obteniendo nuevos datos y algunos aspectos de la conservación del chichico de manto anaranjado *Saguinus tripartitus* (Albuja, 1994).

Entre los pocos estudios cuantitativos del uso de los mamíferos de Ecuador figuran los aportes de Vickers (1991), referentes a la cacería efectuada entre 1973 y 1982 por los residentes indígenas Siona y Secoyas en Shushufindi (San Pablo), al norte del río Napo. Ese trabajo da a conocer las especies con mayor y menor preferencia por los cazadores y la cantidad de animales extraídos de los bosques durante el tiempo que duró el estudio. Irvine (1987) realizó un trabajo sobre el manejo de los recursos por los indígenas Quichuas de Loreto, en la Amazonía ecuatoriana, en el que evaluó la cacería de estos indígenas, las especies explotadas y las estrategias de caza. Posteriormente se publicó un trabajo sobre las técnicas de cacería de mamíferos empleados por los Sionas, indígenas del área del Cuyabeno, norte del Napo (Timm *et al.*, 1989).

Paz y Miño (1988), en su artículo sobre la cacería y conservación de los félidos en la Amazonía ecuatoriana, dio a conocer el incremento del tráfico de pieles de felinos en las décadas de los sesenta y los setenta.

En la última década, el Ministerio de Agricultura y Ganadería ha desarrollado programas para el fomento de camélidos (llamas y vicuñas) en los páramos del Cotopaxi y Chimborazo. Como parte de este proyecto se han introducido grupos de vicuñas procedentes de Chile y Perú (White, 1989). En el área de recreación El Boliche (Parque Nacional Cotopaxi) desde 1979 se lleva a cabo el programa de crianza en semicautiverio de ciervos andinos de las especies de venado (*Odocoileus virginianus*) y del soche o cervicabra (*Mazama rufina*).

En relación a los estudios genéticos en mamíferos, el Laboratorio de Citogenética de la Escuela de Biología, Facultad de Filosofía de la Universidad Central de Ecuador, ha realizado varias contribuciones relacionadas con la determinación de cariotipos y otros estudios citogenéticos de varias especies de roedores y murciélagos (Lobato *et al.*, 1982; Lobato, 1989; Mogollón *et al.*, 1991; Moyon y Barrera, 1982).

Patton y Hafner (1983) han propuesto un modelo de radiación adaptativa y las relaciones filogenéticas de los géneros *Oryzomys* y *Nesoryzomys* de las Islas Galápagos, mediante estudios cariológicos, bioquímicos y anatómicos. McCracken, de la Universidad de Tennessee, desde 1991 está realizando estudios de electroforesis,

ADN mitocondrial y cariotipos de los murciélagos de esas islas. Sus estudios se refieren a los problemas sistemáticos de las dos especies de quirópteros de las islas y sus congéneres del continente (McCracken *et al.*, 1997). En estos últimos años se publicaron el "Libro Rojo de los Mamíferos del Ecuador" en el cual se compilan datos de distribución geográfica y se presenta información ecológica de algunas especies (Tirira, 2000) y la segunda edición del libro "Murciélagos del Ecuador" (Albuja, 1999), en la cual se actualizan los datos de la sistemática, distribución, ecología y conservación.

Entre los estudios paleontológicos figuran los trabajos de Branco (1883), basados en una colección de mamíferos fósiles colectada por los geólogos Stübe y Reiss. En la década de 1920, el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York envió misiones científicas al Ecuador, las cuales hicieron varias contribuciones. Spillmann (1931, 1938, 1941, 1948) publicó artículos sobre la fauna de mamíferos del Cuaternario de la sierra de Ecuador. Entre 1946 y 1952, Hoffstetter (1948a, 1948b, 1949a, 1949b, 1950a, 1950b, 1952), integrante de la Misión Científica Francesa, efectuó numerosos estudios paleontológicos en diferentes zonas del país. Los mamíferos mejor representados son los de gran tamaño (caballos, mastodontes y perezosos gigantes) y corresponden al Pleistoceno superior y medio (Hoffstetter, 1952). Actualmente, en sectores andinos, científicos americanos e italianos están realizando investigaciones de esta clase (Ficcarelli *et al.*, 1995).

Al realizar una estimación de las contribuciones al conocimiento de los mamíferos silvestres del Ecuador, se podría afirmar que las publicaciones se inician a mediados del siglo XIX; desde este tiempo hasta fines de la década de los setenta del siglo XX, hay un promedio de unos cinco artículos por cada década. En la década de los ochenta, hay una producción de unos 25 artículos científicos y en las últimas décadas, en especial en los últimos cinco años, es muy notorio el incremento de publicaciones sobre estos animales.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

La fauna de mamíferos de Ecuador está constituida por 13 órdenes, 44 familias, 176 géneros y 362 especies (L. Albuja, obs. pers.; Albuja, 1991; Albuja y Patterson, 1996; Jenkins y Barnett, 1997; Wilson y Reeder, 1993; cuadro 1). Al relacionar la extensión superficial de Ecuador (256,370 km²) con el número de especies de mamíferos hasta ahora registrados, se obtienen 1.3×10^{-3} especies/km² (1.3 especies/1,000 km²), que constituye un índice de diversidad alto en comparación con los demás países de América del Sur. Del total de especies de mamíferos registra-

Cuadro 1. Órdenes y número de familias, géneros y especies de mamíferos de Ecuador.

Órdenes	Familias	Géneros	Especies	Especies Endémicas
Didelphiomorpha	1	10	17	0
Paucituberculata	1	1	4	1
Insectivora	1	1	2	1
Chiroptera	8	53	134	3
Edentata	4	8	12	0
Primates	2	10	19	0
Lagomorpha	1	1	1	0
Rodentia	10	42	100	19
Cetacea	5	19	28	0
Carnivora	6	22	31	1
Perissodactyla	1	1	3	0
Artiodactyla	3	7	9	0
Sirenia	1	1	1	0
TOTAL	44	176	362	25

dos en Ecuador, 61(17%) tienen su localidad típica dentro del territorio ecuatoriano (cuadro 2).

Del total de mamíferos registrados a la fecha, 97 géneros son monoespecíficos y el resto (79), poliespecíficos; dentro de estos últimos se incluyen 265 especies. Las especies de siete géneros poliespecíficos ascienden a 70, equivalente a cerca del 19% del total (Fig. 2).

Los órdenes de mamíferos más diversos en especies son los quirópteros y roedores, que alcanzan el 65% del total (Fig. 3). De los dos grupos, los quirópteros son los más ricos, tanto en especies (134), como en número de individuos por especie. En muchos bosques neotropicales, el número total de especies de quirópteros puede superar el 50% del total de especies de mamíferos. En este grupo sobresale la familia de los murciélagos con hoja nasal (Phyllostomidae), que incluye unas 85 especies y equivalen al 23% de todos los mamíferos hasta hoy registrados en Ecuador. Todos los mamíferos terrestres (incluidos los murciélagos) suman 329 especies. Los mamíferos marinos están representados por 28 especies de cetáceos,

Cuadro 2. Especies de mamíferos con localidad típica en Ecuador. El cuadro está basado en Albuja y Patterson (1996), Cabrera (1958, 1961), Jenkins y Barnett (1997), MacCracken *et al.* (1997) y Wilson y Reeder (1993).

Especies	Localidad Típica
PAUCITUBERCULATA	
<i>Caenolestes caniventer</i>	El Chiral (1,600 msnm), provincia de El Oro.
<i>Caenolestes condorensis</i>	Achupallas, Cordillera del Cóndor, provincia de Morona Santiago.
<i>Caenolestes convelatus</i>	Las Máquinas (2,100 msnm), provincia de Pichincha.
<i>Caenolestes fuliginosus</i>	Páramos de Pichincha, provincia de Pichincha.
INSECTIVORA	
<i>Cryptotis montivaga</i>	Bestión (3,000 msnm), provincia del Azuay.
CHIROPTERA	
<i>Balantiopteryx infulsa</i>	Cachabí, provincia de Esmeraldas.
<i>Artibeus fraterculus</i>	Portovelo (610 msnm), provincia de El Oro.
<i>Lonchophylla bandleyi</i>	Los Tayos, Morona Santiago.
<i>Sturnira bidens</i>	Baeza (2,000 msnm), alto río Coca, provincia de Napo.
<i>Sturnira ludovici</i>	Cerca de Guala (1,300 msnm), noroccidente, provincia de Pichincha.
<i>Platirhynchus dorsalis</i>	Parambas (1,100 msnm), provincia de Imbabura.
<i>Lasiurus brachyotis</i>	Isla San Cristóbal, Galápagos.
<i>Myotis oziotus</i>	Chimborazo (entre 2,743 y 3,048 msnm).
<i>Molossops aequatorianus</i>	Babahoyo, provincia de Los Ríos.
PRIMATES	
<i>Ateles fusciceps</i>	Chinipamba (1,500 msnm), Peñaherrera, provincia de Imbabura.
RODENTIA	
<i>Microsciurus mimulus</i>	Cachabí (200 msnm), provincia de Esmeraldas.
<i>Heteromys australis</i>	Río Cachabí, San Javier, bajo Cachabí, provincia de Esmeraldas.
<i>Akodon latebricola</i>	Hacienda San Francisco, este de Ambato, provincia de Tungurahua.

Cuadro 2. Continuación...

Especies	Localidad Típica
<i>Anatomys leander</i>	Volcán Pichincha (3,450 msnm), provincia de Pichincha.
<i>Bolomys punctulatus</i>	Ecuador.
<i>Chibchanomys orcesi</i>	Cajas (3,700 msnm), provincia del Azuay.
<i>Megaoryzomys curioi</i>	Isla Santa Cruz (600 msnm), provincia de Galápagos.
<i>Melanomys caliginosus</i>	Esmeraldas, provincia de Esmeraldas.
<i>Microoryzomys minutus</i>	Pallatanga, provincia de Chimborazo.
<i>Nesoryzomys darwini</i>	Bahía de Academia, Isla Santa Cruz, Galápagos.
<i>Nesoryzomys fernandina</i>	Isla Fernandina (5 a 1,360 msnm), Galápagos.
<i>Nesoryzomys indefessus</i>	Bahía de la Academia, Isla Santa Cruz, Galápagos.
<i>Nesoryzomys narboroughi</i>	Punta Mangle, Isla Fernandina (5 a 1,360 msnm), Galápagos.
<i>Nesoryzomys swarthi</i>	Bahía Sullivan, Isla San Salvador, Galápagos.
<i>Oecomys bicolor</i>	Río Gualaquiza (885 msnm), Gualaquiza, provincia de Morona Santiago.
<i>Oecomys superans</i>	Canelos (2,000 Ft), Río Bobonaza, Prov. Pastaza.
<i>Oryzomys albigularis</i>	Pallatanga (1,422 msnm), provincia de Chimborazo.
<i>Oryzomys auriventer</i>	Mirador (1,500 msnm), alto río Pastaza, provincia de Tungurahua.
<i>Oryzomys bauri</i>	Isla Santa Fe , provincia de Galápagos.
<i>Oryzomys bolivaris</i>	Porvenir (1,800 msnm), provincia de Bolívar.
<i>Oryzomys balneator</i>	Alto río Pastaza, Mirador (1,500 msnm), provincia de Tungurahua.
<i>Oryzomys galapagoensis</i>	Islas San Cristóbal y Santa Fe, provincia de Galápagos.
<i>Oryzomys hammondi</i>	Mindo (1,210 msnm), provincia de Pichincha.
<i>Oryzomys tatei</i>	Las Palmeras (1,200 msnm), provincia de Tungurahua.
<i>Phyllotis andium</i>	Cañar (2,591msnm), provincia de Cañar.
<i>Phyllotis haggardi</i>	Monte Pichincha, sobre Quito (4,000 msnm), provincia de Pichincha.
<i>Sigmodon inopinatus</i>	Urbina (11,400 Ft), monte Chimborazo, provincia de Chimborazo.
<i>Rhipidomys latimanus</i>	Pallatanga (1,485 msnm), provincia de Chimborazo.
<i>Scolomys melanops</i>	Mera (1,901 msnm), provincia de Pastaza.
<i>Thomasomys aureus</i>	Pallatanga (1,350 msnm), provincia de Chimborazo.
<i>Thomasomys baepos</i>	Valle del Chillo, Río Pita (3,500 msnm), provincia de El Oro.

Cuadro 2. Continuación...

Especies	Localidad Típica
<i>Thomasomys paramorum</i>	Sur del páramo del monte Chimborazo, provincia de Chimborazo.
<i>Thomasomys silvestris</i>	Las Máquinas (2,011 msnm), laderas occidentales del monte Corazón vía a Santo Domingo de los Colorados, provincia de Pichincha.
<i>Thomasomys rhoadsi</i>	Hda. Corazón (3,100 msnm), monte Pichincha, provincia de Pichincha.
<i>Tylomys mirae</i>	Mira, Parambas, provincia de Imbabura.
<i>Agouti taczanowskii</i>	Ecuador, Andes.
<i>Echimys saturnus</i>	Río Napo, provincia de Pastaza.
<i>Hoplomys gymnurus</i>	Cachabí, provincia de Esmeraldas.
<i>Proechimys quadruplicatus</i>	Río Napo, Isla Llunchi, provincia de Pastaza.
<i>Proechimys semispinosus</i>	Esmeraldas, provincia de Esmeraldas.
<i>Proechymis gularis</i>	Canelos, río Bobonaza, provincia de Pastaza.
<i>Proechymis decumanus</i>	Chongón, provincia del Guayas.
CARNIVORA	
<i>Bassaricyon alleni</i>	Sarayacu, río Bobonaza, provincia de Pastaza.
<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	Isla Newman, Galápagos.
ARTIODACTYLA	
<i>Mazama rufina</i>	Valle de Lloa, prov. Pichincha.
<i>Pudu mephistophiles</i>	Páramo Papallacta, prov. Napo.

cuatro especies de carnívoros (pinnípedos) y una especie de sirenios. Esta última es el manatí, que vive en los ríos de la Amazonía, aunque su origen es marino.

Composición

Didelfimorfos: A este orden pertenece una familia (Didelphidae) con 17 especies (Albuja, obs. pers.; Albuja, 1991), entre las que se encuentran raposas, zorras y zarigüeyas, cuyo tamaño oscila entre el de un ratón y un gato. Los géneros

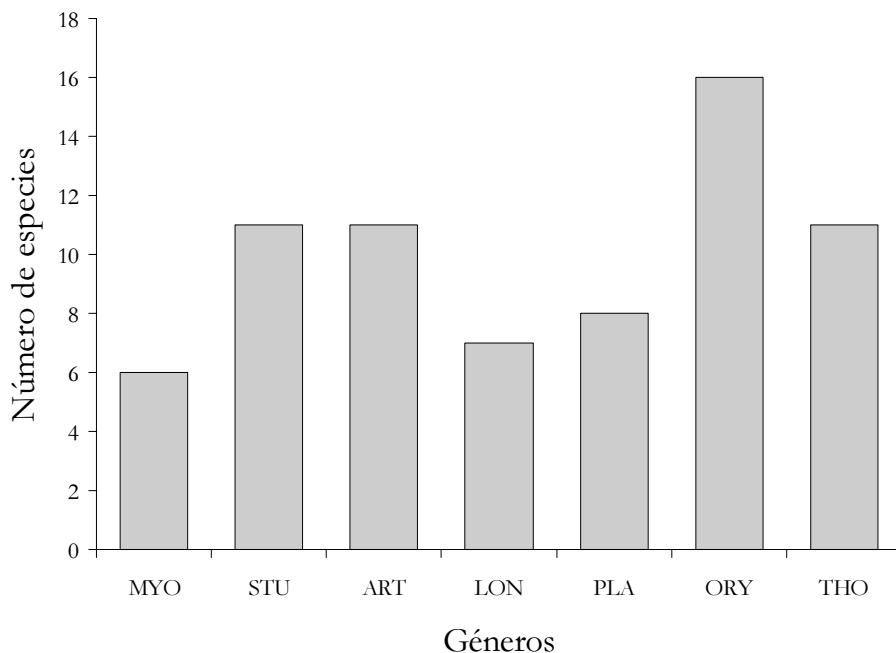


Figura 2. Géneros de mamíferos poliespecíficos con alto número de especies. Símbolos: MYO= *Myotis*, STU= *Sturnira*, ART = *Artibeus*, LON = *Lonchophylla*, PLA = *Platyrrhinus*, ORY = *Oryzomys*, THO = *Thomasomys*.

representativos son *Didelphis*, muy común en todo tipo de ambientes; *Chironectes*, que se alimenta de peces y *Marmosa*, que es el género más abundante en especies. Estos últimos son de tamaño pequeño, arborícolas, comunes en sitios cercanos a las áreas de cultivos, principalmente de banano. Las raposas *Caluromys* y *Philander* son abundantes en los bosques tropicales. Los didelfimorfos habitan todos los Pisos, excepto en Galápagos.

Paucituberculados: En este orden se hallan los ratones marsupiales de la familia de los cenoléstidos y todos pertenecen al género *Caenolestes* (Fig. 1). Tienen el aspecto de ratones, la cola es larga y carecen de marsupio; viven en hábitats similares a los

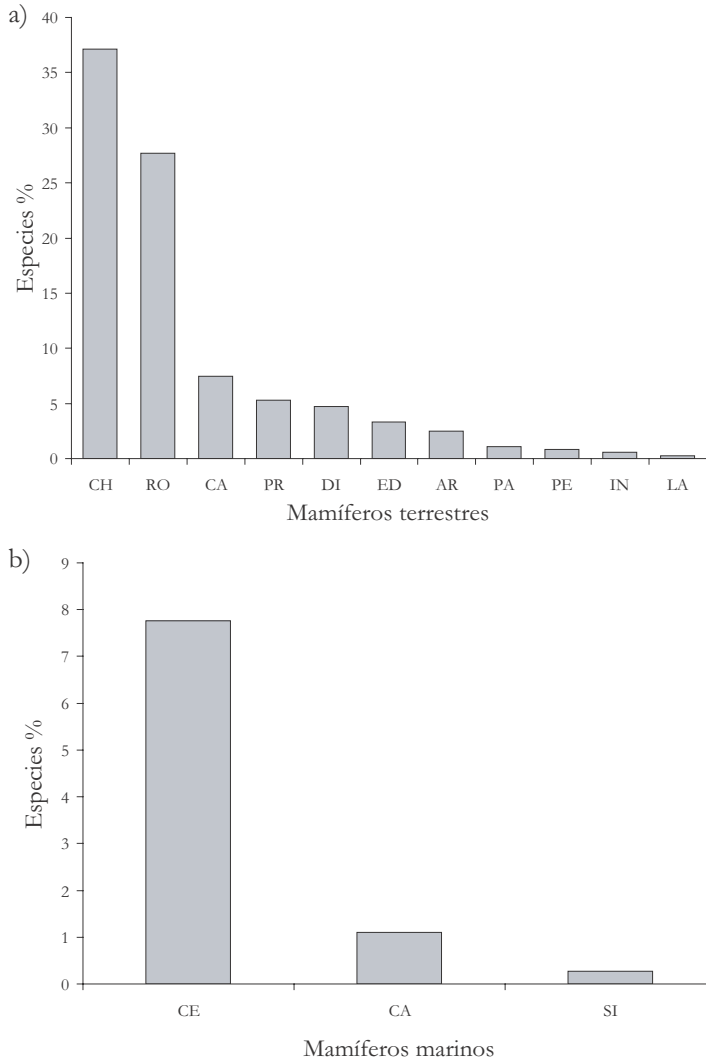


Figura 3. Frecuencia y distribución de los mamíferos del Ecuador, de acuerdo con su riqueza. Sobre las barras se indica el número de especies. A) Mamíferos terrestres, B) Mamíferos marinos. Símbolos: CH = Chiroptera, RO = Rodentia, CA = Carnivora, PR = Primates, DI = Didelphimorphia, ED = Xenarthra, AR = Artiodactyla, PA = Paucituberculata, PE = Perissodactyla, IN = Insectivora, LA = Lagomorpha, SI = Sirenia, CE = Cetacea.

de los roedores y son terrestres, aunque pueden trepar a los arbustos. Habitan los Pisos Subtropical, Templado y Altoandino.

Insectívoros: Los ratones topo o musarañas están representados por una familia y dos especies (*Cryptotis montivaga* y *C. thomasi*), adaptados a la vida subterránea. Son de tamaño pequeño, su cuerpo y cabeza alcanzan unos 8 cm y la cola 3 cm. Son parecidos a los ratones caseros y su color es negruzco. Viven en los pisos Subtropical, Templado y Altoandino.

Murciélagos: El Orden Chiroptera está representado por ocho familias y 134 especies. Son muy abundantes y ocupan una gran variedad de hábitats, desde las tierras bajas y cálidas, hasta los páramos altos y fríos de los Andes. La familia Phyllostomidae, que reúne a los murciélagos con hoja nasal, es la más diversa y cuenta con 85 especies, aproximadamente. Los géneros representativos tanto por su abundancia como por su amplia distribución son: *Carollia*, *Artibeus*, *Sturnira* y *Platyrrhinus*, todos frugívoros. *Vampyrus spectrum* es el de mayor tamaño (75 cm de envergadura) y es carnívoro. Las otras familias bien representadas son Vespertilionidae, Noctilionidae, Molossidae y Thyropteridae. Los murciélagos habitan en todos los pisos, pero son más abundantes en los bosques tropicales.

Xenarthra: Estos animales son originarios de América del Sur. En Ecuador habitan 12 especies de las familias Bradypodidae, Megalonychidae, Myrmecophagidae y Dasypodidae. La familia Bradypodidae está representada por el género *Bradypus* y la Megalonychidae, por el género *Choloepus*. Los mirmecofágidos están representados por *Myrmecophaga* (osos hormigueros), *Tamandua* (tamandúas u osos meleros) y *Cyclopes* (llamados flor de balsa). Los dasipódidos incluyen a los armadillos comunes o mulitas (*Dasypus novemcinctus*) y a los armadillos gigantes (*Priodontes maximus*). Viven en los Pisos Tropicales y Subtropicales aunque en algunos sitios ascienden al Piso Templado.

Primates: Este orden está representado por 2 familias y 19 especies. La familia Callitrichidae incluye a especies de monos pequeños llamados chichicos. La familia Cebidae está representada por los monos del género *Alouatta* conocidos como mono aullador o coto; los *Ateles* o monos arañas, son singulares por los miembros alargados; los *Lagothrix* o chorongos, también son de gran tamaño. Otros monos que habitan Ecuador son los capuchinos y micos (*Cebus*), el paraahuaco (*Pithecia*) y el mono nocturno (*Aotus*). Los primates habitan únicamente los Pisos Tropicales y

Subtropicales de ambos lados de los Andes. Los calitricidos viven sólo en la Región Amazónica.

Roedores: Junto con los murciélagos, los roedores son los mamíferos más abundantes y más diversos en Ecuador. Hasta el momento se han registrado 87 especies pertenecientes a 10 familias. Las ardillas son comunes en las áreas bajas y en las laderas andinas e incluso en los valles interandinos meridionales; son ágiles trepadoras, se alimentan de nueces, frutos, hongos e insectos. Entre los ratones, los múridos son los más abundantes; incluyen a los ratones y ratas de campo pertenecientes a los géneros *Oryzomys*, *Nectomys*, *Thomasomys* y *Akodon*. Los caviomorfos están representados por los capibaras, que son los roedores más grandes y las guantas, guatusas, guatines y cuyes. Estos últimos tienen algunas poblaciones que aún viven en estado silvestre. Los equímidos, llamados ratas espinosas, sirven de alimento a los nativos y colonos del área tropical occidental. Son principalmente terrestres, sus refugios son los huecos de los árboles y troncos, raíces y la turba del bosque, huecos del suelo o de las orillas de los ríos y lagunas. También están representados los eretizóntidos o puerco espines. Los roedores habitan todos los pisos zoogeográficos de Ecuador continental y Galápagos. En Galápagos habitan dos géneros: *Oryzomys* y *Nesoryzomys*; el primero está relacionado con *O. xantheolus* del continente y el segundo es endémico de las islas.

Lagomorfos: La única especie de conejo que habita en Ecuador es *Sylvilagus brasiliensis*; se le encuentra en una gran diversidad de hábitats continentales, desde áreas cálidas hasta sitios altos y fríos de las montañas andinas.

Carnívoros: Este orden comprende seis familias y 31 especies. Entre los félidos se encuentran el jaguar (*Panthera onca*), los tigrillos (*Leopardus* spp) y el puma (*Puma concolor*). A la familia de los prociónidos pertenecen los cusumbos (*Potos flavus*), olingos (*Bassaricyon* spp) y cuchuchos (*Nasua* spp). Los mustélidos están representados por las nutrias, como la gigante (*Pteronura brasiliensis*), que habita la Amazonía baja. Del mismo grupo son el cabeza de mate (*Eira barbara*) y el zorro hediondo o mofeta (*Conepatus semistriatus*); este último vive en los valles y laderas andinas. Entre los cánidos o perros silvestres hay cuatro especies de tamaño variable. El lobo de páramo (*Pseudalopex culpaeus*) es el más grande; otro es el zorro musteloide (*Speothos venaticus*) que tiene las patas y cola cortas y es muy poco conocido. Estos carnívoros habitan todos los pisos continentales.

Los otáridos, lobos marinos o focas peleteras, están representadas por cuatro especies. Los más comunes son *Arctocephalus galapagoensis* y *Zalophus californianus* (Fig. 4), que habitan las costas de las Islas Galápagos, aunque también hay un registro de *Zalophus californianus* en Bahía de Caráquez, en la costa de Ecuador continental (Ortiz, 1980).

Cetáceos: En los mares continentales y en Galápagos se han registrado cinco familias y 28 especies, como la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), los delfines (*Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus*), la orca (*Orcinus orca*) y el cachalote o ballena de esperma (*Physeter catodon*). Dos especies de delfines (*Inia geoffrensis* y *Sotalia fluviatilis*) penetran a los ríos grandes y lagunas amazónicas.

Sirénidos: El manatí o vaca marina (*Trichechus inunguis*) es el único representante y habita en ríos y lagunas del Cuyabeno y Yasuní, en la baja Amazonía.

Perisodáctilos: El orden está representado por una familia y tres especies. Los tapires o dantas son los mamíferos más grandes del Neotrópico. El tapir (*Tapirus terrestris*) es común en los bosques amazónicos y las estribaciones hasta una altitud de 1,200 msnm. El tapir de montaña (*Tapirus pinchaque*), habita laderas, páramos y ramales no alterados de la cordillera Oriental de los Andes. El tapir de la costa (*Tapirus bairdii*), originalmente habitaba la llanura suroccidental costera, no existe ningún registro reciente.

Artiodáctilos: En Ecuador habitan 9 especies pertenecientes a las familias Tayassuidae, Camelidae y Cervidae. Los camélidos están representados por las llamas (*Lama glama*) que viven en estado de domesticación. Hay registros del siglo pasado de la presencia de alpacas (*L. pacos*) en Guamote, provincia del Chimborazo, aunque no se ha logrado determinar si fueron originarios de Ecuador o introducidos por los Incas (Kolberg, 1971). Los cérvidos incluyen a los venados de cornamenta ramificada (*Odocoileus virginianus*), que son los ciervos de mayor tamaño en el país; los ciervos de dos puntas (*Mazama* spp), de tamaño mediano y el pudú o ciervo enano (*Pudu mephistophiles*), que es uno de los artiodáctilos más pequeños. El pudú habita las partes altas de los Andes y es de costumbres nocturnas. Los cérvidos habitan todos los pisos, excepto Galápagos. Los tayasúidos viven en todos los pisos Tropicales y Subtropicales y los camélidos (en domesticación) viven en el piso Altoandino.



Figura 4. El lobo marino (*Zalophus californianus*) es una especie común en las Islas Galápagos (Foto: G. Ceballos).

Endemismo

En Ecuador hay 25 especies endémicas. La mayoría pertenecen al grupo de los roedores (cuadro 3), con 19 especies, de las cuales cuatro probablemente se hallan extintas y habitaban en las Islas Galápagos. La distribución de las especies endémicas está relacionada con la existencia de zonas aisladas geográficamente, como es el caso de las Islas Galápagos; zonas que no tienen aislamiento geográfico, pero presentan características geológicas muy contrastantes como las cordilleras del Cutucú, Sumaco y Cóndor o la zona semidesértica costera meridional contigua al bosque muy húmedo del noroccidente; y áreas que se encuentran formando parte de los refugios forestales del Pleistoceno (Haffer, 1982). Entre estos refugios en Ecuador, figuran el área norte de la región costera, que constituye la parte más

Cuadro 3. Mamíferos endémicos de Ecuador. Tipo de distribución: R = restringido, M = medio, D = desconocido. Gremio trófico: In = insectívoro, Fr = frugívoro, Ca = carnívoro.

Taxa	Localidad	Tipo de Distribución	Gremio Trófico
PAUCITUBERCULATA			
<i>Caenolestes condorensis</i>	Achupallas, Cordillera del Cóndor. Provincia de Morona-Santiago.	M	In
INSECTIVORA			
<i>Cryptotis montivaga</i>	Bestión, provincia de Azuay.	M	In
CHIROPTERA			
<i>Balantiopteryx infusca</i>	Cachabí, provincia de Esmeraldas.	R	In
<i>Lasiurus brachyotis</i>	Provincia de Galápagos.	R	In
<i>Molossops aequatorianus</i>	Babahoyo, provincia de los Ríos.	R	In
RODENTIA			
<i>Akodon latebricola</i>	Hacienda San Francisco, este de Ambato, provincia de Tungurahua.	D	Fr
<i>Bolomys punctulatus</i>	Ecuador.		In
<i>Chibchanomys orcesi</i>	Cajas, provincia del Azuay.	R	In
<i>Megaoryzomys curioi</i>	Santa Cruz, provincia de Galápagos.	R	Fr
<i>Nesoryzomys darwini</i>	Isla Santa Cruz, provincia de Galápagos.	R	Fr
<i>Nesoryzomys fernandinae</i>	Isla Fernandina, provincia de Galápagos.	R	Fr

Cuadro 3. Continuación...

Taxa	Localidad	Tipo de Distribución	Gremio Tráfico
<i>Nesoryzomys indefessus</i>	Islas Santa Cruz, Baltra Fernandina, provincia de Galápagos.	R	Fr
<i>Nesoryzomys narboronghi</i>	Isla Fernandina, provincia de Galápagos.	R	Fr
<i>Nesoryzomys swarthi</i>	Isla Santiago, provincia de Galápagos.	R	Fr
<i>Oryzomys bauri</i>	Isla Santa Fe, provincia de Galápagos.	R	Fr
<i>Oryzomys galapagoensis</i>	Islas San Cristóbal y Santa Fe, provincia de Galápagos.	R	Fr
<i>Oryzomys hammondi</i>	Mindo, noroccidente.	R	Fr
<i>Oryzomys tatei</i>	Palmeras, provincia de Tungurahua.	R	Fr
<i>Proechimys gularis</i>	Canelos, provincia de Pastaza.	D	Fr
<i>Sigmodon inopitatus</i>	Urbina, montaña Chimborazo, provincia de Chimborazo.	R	Fr
<i>Thomasomys baeops</i>	Valle del Chilla, provincia de El Oro.	R	Fr
<i>Thomasomys paramorum</i>	Montaña Chimborazo, provincia de Chimborazo.	R	Fr
<i>Thomasomys rhoadsi</i>	Volcán Pichincha.	M	Fr
<i>Thomasomys silvestris</i>	Las Máquinas, vía a Santo Domingo, provincia de Pichincha.	D	Fr
CARNIVORA			
<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	Provincia de Galápagos.	M	Ca

meridional del refugio del Chocó y la zona de la cuenca media y baja del río Napo, que forma parte del refugio del mismo nombre (Fig. 5).

Además de las especies endémicas para Ecuador, más del 10% del total se restringen a zonas que abarcan territorios bajo la jurisdicción de Ecuador y uno o varios países vecinos. Es el caso de los ratones marsupiales (*Caenolestes caniventer*), que habitan el bosque de las laderas altoandinas del norte del Perú y sur de Ecuador. El murciélago frutero *Rhinophylla alethina* y el ratón “piagul” (*Tylomys mirae*) habitan en la zona del Chocó. Las raposas (*Glironia venusta*, *Marmosa rubra*) y el chichico de manto anaranjado (*Saguinus tripartitus*) y el parahuaco (*Pithecia aequatorialis*), viven en la baja Amazonía del Ecuador y la zona contigua peruana, colombiana y brasileña. La rata espinosa (*Echymys saturnus*) habita en la baja Amazonia de Ecuador y la zona contigua peruana, colombiana y brasileña. El cuchucho andino (*Nasuella olivacea*) vive en las estribaciones andinas del occidente de Venezuela, Colombia y Ecuador. Finalmente, se encuentran la zorra pampiera (*Pseudolepex sechurae*), la ardilla sabanera (*Sciurus stramineus*), el ratón espinoso (*Proechymys ducumanus*) y los murciélagos (*Artibeus fraterculus* y *Lonchophylla hesperia*) que habitan los bosques secos del suroccidente de Ecuador y noroccidente del Perú.

Masa corporal

La mayoría de las especies de mamíferos terrestres no voladores (175) tienen masas comprendidas entre 11 y 100 g y la mayoría son quirópteros, roedores y marsupiales. Alrededor de treinta especies (9.1%), pesan hasta 10 g. El grupo de mamíferos comprendidos entre 101 y 1,000 g está integrado por algunas especies de marsupiales, conejos, roedores como ardillas, ratas acuáticas y espinosas, cánidos y monos chichicos. En el rango de 1 a 10 kg están los edentados, las guatusas, guantas y capibaras y gran parte de los carnívoros. Por último, en el rango de 10 kg o más se encuentran los tapires, osos, pumas, jaguares, puercos sahinos y ciervos que equivalen al 17% de todas las especies (Fig. 6).

Categorías tróficas

Los mamíferos terrestres de Ecuador fueron clasificados en siete categorías tróficas con base al elemento principal de su dieta: folívoros, insectívoros (que además se alimentan de otros invertebrados), frugívoros (que también comen semillas), carnívoros, omnívoros, nectarívoros y sanguinívoros (Fig. 7). Casi la mitad de las especies de mamíferos terrestres son frugívoras (162). Otro grupo sobresaliente son los

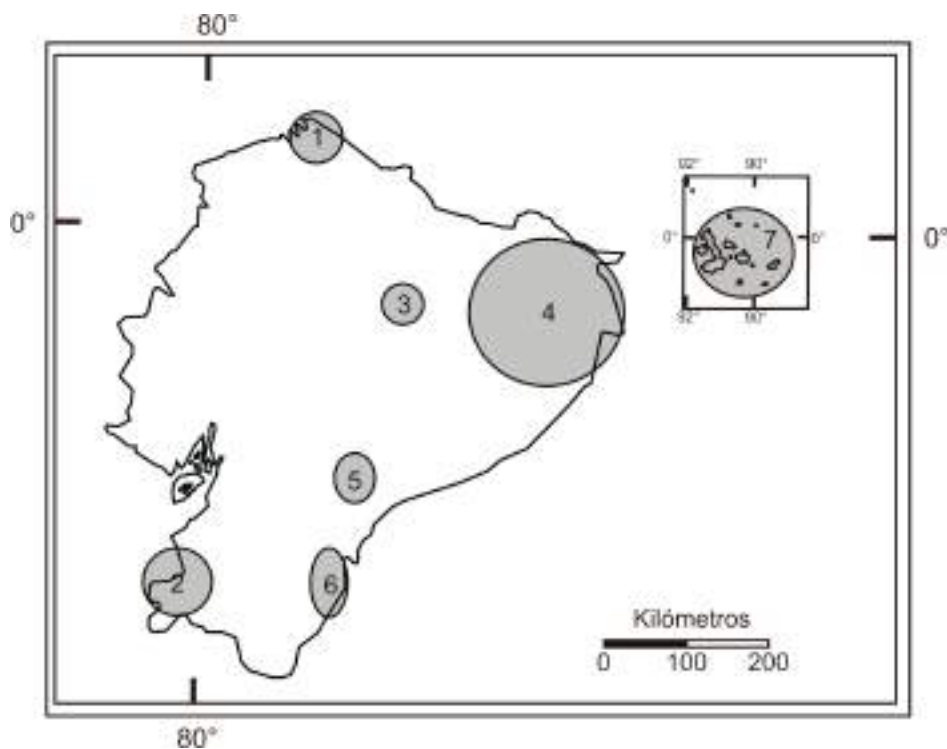


Figura 5. Áreas consideradas de alto endemismo de mamíferos en Ecuador. 1. Esmeraldas (Chocó), 2. Arenillas, 3. Sumaco, 4. Napo, 5. Cutucú, 6. Córdoz y 7. Galápagos.

insectívoros con 75 especies. Dentro de los frugívoros están los roedores, quirópteros, primates y marsupiales, mientras que en los insectívoros están los ratones marsupiales (paucituberculados), musarañas y murciélagos. Cabe destacar que 16 especies de quirópteros son nectarívoros y tres especies del mismo orden se alimentan exclusivamente de sangre. La mayor variabilidad en la dieta se encuentra en los quirópteros, donde se hallan especies cuyo alimento consiste en frutos, insectos, peces, pólen, vertebrados, néctar y sangre. Las especies que se alimentan de elementos de origen vegetal suman 182 (50%).

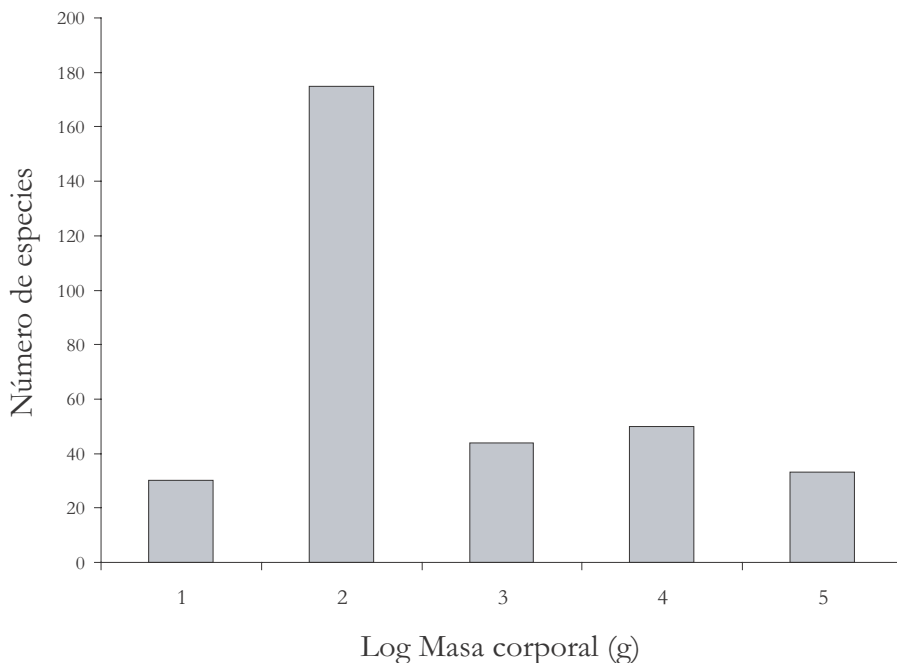


Figura 6. Distribución de frecuencia de los mamíferos terrestres de Ecuador de acuerdo con la masa corporal. Los rangos utilizados en logaritmo base 10 son: 1 = 1-10, 2 = 11-100, 3 = 101-1,000, 4 = 1,001-10,000 y 5 = > 10,001g.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

Debido a la complejidad de factores orográficos y climáticos de Ecuador, existe gran dificultad para clasificar y delimitar las áreas zoogeográficas. La División Zoogeográfica de Ecuador propuesta por Albuja *et al.* (1980) está básicamente relacionada con la de Chapman (1926), aunque difiere en la delimitación altitudinal y en la denominación de pisos en lugar de zonas. La clasificación se basa en algunos factores climáticos, ecológicos y principalmente en la altitud (cuadro 4; Fig. 8).

El piso Tropical Noroccidental pertenece a la Provincia Pacífica (Cabrera y Willink, 1980). Abarca la parte noroccidental de Ecuador, desde los límites con Colombia hasta Bahía de Caráquez, donde una estrecha faja se prolonga hacia la

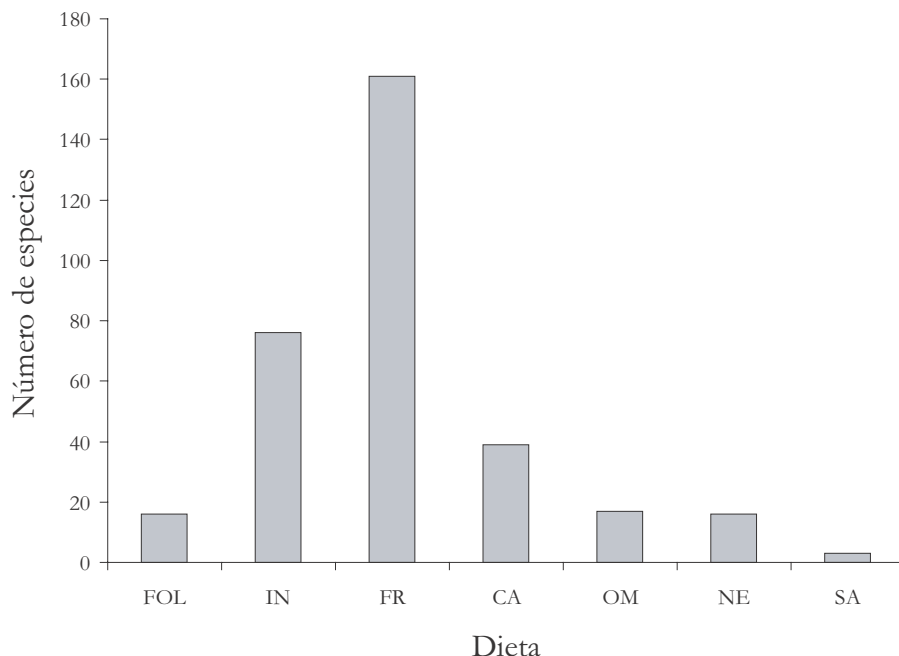


Figura 7. Distribución de frecuencia de los mamíferos terrestres de Ecuador, de acuerdo a la dieta. Símbolos : FOL = Folívoro, IN = Insectívoro, FR = Frugívoro, CA = Carnívoro, OM = Omnívoro, NE = Nectarívoro, SA = Sanguinívoro.

costa árida del sur por los declives de la cordillera occidental, hasta los límites con el Perú. Este piso incluye las zonas altas de la cordillera costera. La vegetación dominante es la selva pluvial semejante a la Amazonía, rica en especies arbóreas, palmeras, lianas y epífitas. El clima de este piso está influido por el fenómeno de "El Niño", que se acentúa entre los meses de febrero y abril. La temperatura media fluctúa entre 22.5 y 25.8 °C; la pluviosidad alcanza los 3,800 mm y la humedad relativa máxima llega al 89%.

En el piso Tropical Suroccidental se hallan las tierras de Bahía de Caráquez hasta Tumbes; forman una franja cuyo ancho fluctúa entre 20 y 50 km, interrumpida por la Cordillera Costera. La topografía es plana y ondulada, y las tierras más altas alcanzan los 300 msnm. La vegetación es xerofítica y caducifolia con excep-

Cuadro 4. Pisos zoogeográficos de Ecuador (Albuja *et al.*, 1980).

PISOS	UBICACIÓN	ALTITUD (msnm)	CLIMA
I. Tropical Noroccidental	Noroccidente	0-800 y 1,000	Cálido y húmedo
II. Tropical Suroccidental	Suroccidente	0-800 y 1,000	Cálido seco
III. Tropical Oriental	Oriente	0-800 y 1,000	Cálido húmedo
IV. Subtropical	Occidente	800 y 1,000	Subtropical
		1,800 y 2,000	
	Oriente	800 y 1,000	Subtropical
V. Templado	Estribaciones y valles andinos	1,800 y 2,000	Templado
		2,800 y 3,000	
VI. Altoandino	Altos Andes	> 3,000	Frío
VII. Galápagos	Océano Pacífico	0 y 1,700	Variado

ción de la flora palustre de los humedales y manglares. El clima de este piso está influenciado por la corriente fría de Humboldt que proviene del sur, llega hasta el Cabo Pasado y se dirige hacia las Islas Galápagos. Esta corriente disminuye la evaporación y provoca la desertificación de las zonas costeras. Cada cierto período el fenómeno de "El Niño" se manifiesta intensamente causando alteraciones ecológicas en este piso. La temperatura media anual varía entre 23 y 25.4 °C. La pluviosidad media anual se halla entre los 173 y 808 mm.

El piso Tropical Oriental está integrado por una llanura ondulada que se extiende desde el declive oriental, a 800 y 1,000 msnm, hacia las partes bajas, hasta 180 m de altitud. El suelo es ondulado y está surcado por gran cantidad de ríos, entre los que se destacan el Napo, Pastaza, Tigre, Morona y Santiago, todos tributarios del Amazonas. Existen varias lagunas y depresiones que en época lluviosa se desbordan hacia el bosque. La vegetación es exuberante, con árboles que alcanzan los 50 m de altura, formando un dosel continuo. La temperatura media anual varía de 20.1 a 25.3 °C; la pluviosidad media anual fluctúa entre 1,796 y 4,830 mm y la humedad relativa llega al 90%.

El piso Subtropical incluye las estribaciones externas de la Cordillera Occidental y Real. Según Cabrera y Willink (1980) las estribaciones orientales pertene-

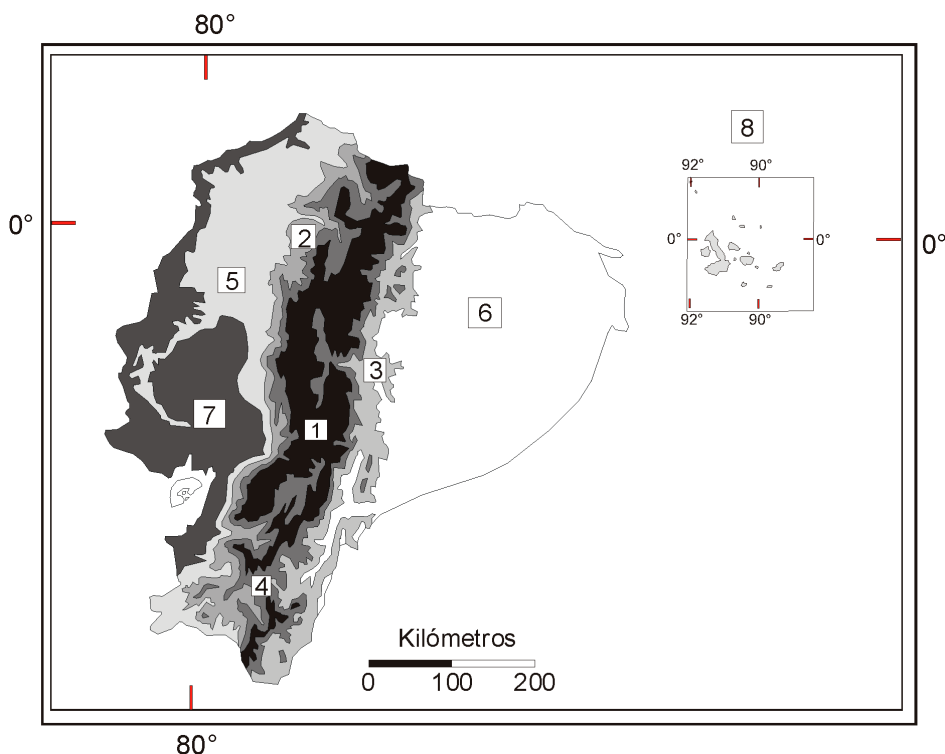


Figura 8. Los pisos zoogeográficos de Ecuador, incluyen el Alto Andino (1), Subtropical Occidental (2), Subtropical Oriental (3), Templado (4), Tropical Noroccidental (5), Tropical Oriental (6), Tropical Suroccidental (7) y Galápagos (8).

cen a la Provincia de las Yungas y las de la Cordillera Occidental, a la Provincia Pacífica. La temperatura media anual varía entre 16.1 y 21.8 °C, la pluviosidad media anual se halla entre 410.4 y 2,300 mm; y la humedad relativa media anual entre el 74 y 93%.

El piso Templado corresponde a los declives externos de las cordilleras, entre los pisos Subtropical y Altoandino, incluyendo las estribaciones internas. Los límites altitudinales varían entre 1,800 y 3,000 msnm, con excepción de algunos valles bajos de menor altitud. La temperatura media anual varía entre 11 y 23.8 °C; la pluviosidad media anual entre 400 y 1,550 mm y la humedad relativa media anual entre 74 y 92%.

El piso Altoandino incluye todas las tierras que están entre 2,800 y el límite nival, a 4,500 msnm. La vegetación dominante es la asociación de gramíneas, conocida como páramo. El clima es frío, con una temperatura media anual que varía entre los 9 y 11 °C. Las lluvias son muy irregulares y dependen de la altura; la media está comprendida entre los 600 y 1,800 mm con nubosidad frecuente y copiosa. La humedad media varía entre 60 y 85%.

Por último, Galápagos está constituido por 13 islas y 42 islotes de origen volcánico, esparcidas al norte y sur de la línea equinoccial, a unos 972 km de distancia de las costas continentales. Aunque en esta clasificación las Islas Galápagos son tratadas como un sólo piso zoogeográfico, en realidad son un mosaico de zonas ecológicas. Las islas pequeñas e islotes son secos y desérticos, mientras que las de mayor extensión presentan, además, áreas húmedas en las partes altas. La vegetación también es variable; en las partes bajas, las plantas típicas son los cactus y algarrobos, mientras que en las zonas húmedas hay árboles de gran altura, algunos de los cuales están cubiertos por epífitas. La temperatura media anual fluctúa entre 21.5 y 24.7 °C. La media anual de pluviosidad se halla entre 73.2 y 1,289 mm y la humedad fluctúa entre 78 y 91%.

Esta división requiere de estudios complementarios principalmente en las estribaciones, donde la separación de los pisos subtropical, templado y altoandino no es clara. También es necesario analizar las diferencias faunísticas entre las vertientes internas y externas de las cordilleras andinas.

En general, la diversidad de mamíferos en la cordillera de los Andes está relacionada con la altitud y algunos factores ecológicos (cuadro 5; Fig. 9). Los pisos más bajos presentan mayor diversidad y más del 50% de los mamíferos habitan el piso Tropical Oriental. Al otro extremo se encuentra el piso Altoandino con 13% de especies. Los mamíferos de Galápagos, sin incluir los marinos, equivalen al 3.6%. En este caso, el factor principal para su escasa diversidad ha sido la distancia al continente (972 km).

Una característica fundamental del clima de los trópicos es la ausencia de variaciones de las condiciones meteorológicas; por esta razón, los mamíferos no necesitan migrar a otras regiones en busca de alimento o refugios. Sin embargo, en las estribaciones andinas hay evidencias de movimientos altitudinales de los mamíferos terrestres y voladores, debido a factores climáticos como pluviosidad y temperatura (Rageot y Albuja, 1994).

Aunque no han sido documentados cuantitativamente, los movimientos verticales de los venados de páramo son conocidos, ya que en épocas de nevadas (julio - septiembre) bajan hacia las tierras con climas más benignos. Otro caso es el de los

Cuadro 5. Número de especies de mamíferos terrestres por piso zoogeográfico.

Piso	Número de Especies
Tropical Noroccidental	127
Tropical Suroccidental	99
Tropical Oriental	191
Subtropical Occidental	74
Subtropical Oriental	83
Templado	50
Altoandino	47
Galápagos	13

manatíes, que en la estación lluviosa migran a las lagunas grandes y poco profundas, durante la estación seca, se mueven a los ríos grandes (Timm *et al.*, 1986).

Muchas especies del bosque tropical son raras y se conocen por registros de pocos ejemplares. Es probable que sean de distribución restringida y que sus poblaciones sean escasas. Otra situación aún no debidamente explicada, es la diferencia en el número de individuos por especie entre los mamíferos del trópico occidental y oriental ecuatoriano, siendo mayor en el occidente.

CONSERVACIÓN

El conocimiento del estado de la conservación de los mamíferos de Ecuador es aún incompleto. La mayoría de las especies son conocidas por unos pocos registros o datos cualitativos. Hay carencia de estudios poblacionales y zoogeográficos de los mamíferos que determinen la situación actual de conservación.

De acuerdo con el criterio personal del autor de este artículo, 54 especies están ubicadas en alguna categoría de conservación (cuadro 6). Cuatro especies de roedores de las islas Galápagos son consideradas “Extintas” y 21 especies están incluidas en la categoría “En peligro”. Tres han sido “Extirpadas” o eliminadas de alguna región o de todo el territorio ecuatoriano y 26 son consideradas “Vulnerables”. Algunas de ellas figuran en el Libro Rojo de la Fauna de la UICN (Hilton-Taylor, 2000) y en los Apéndices del CITES (2000).

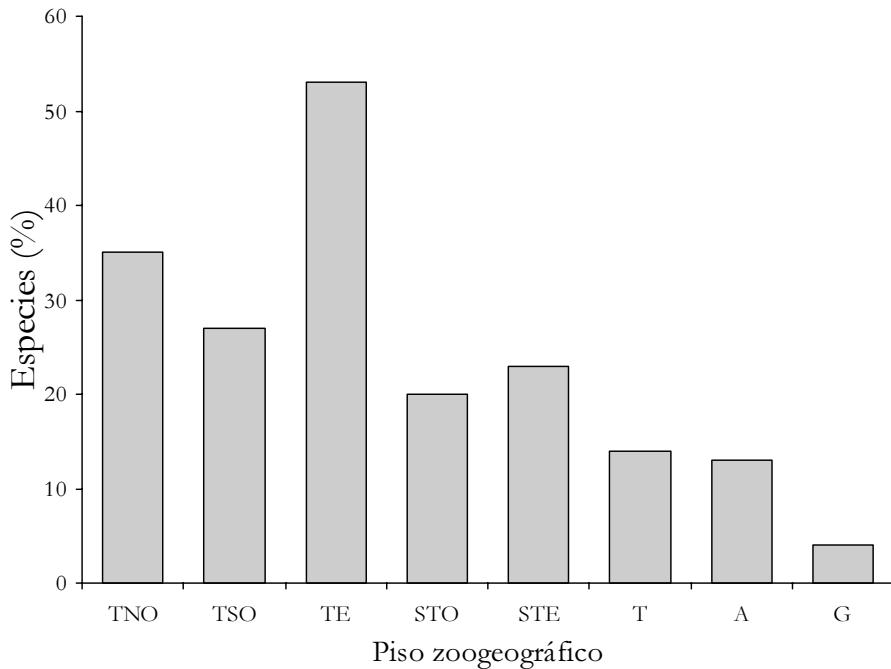


Figura 9. Porcentaje de especies de mamíferos terrestres en cada Piso Zoogeográfico. TNO = Tropical noroccidental, TSO = Tropical suroccidental, TE = Tropical oriental, ST O= Subtropical Occidental, ST E= Subtropical Oriental, T = Templado, A = Altoandino, G = Galápagos.

Especies extintas

Nesoryzomys darwini: Esta especie fue descrita de la Isla Santa Cruz, Galápagos, con base a varios ejemplares colectados en 1906 (Orr, 1938), 1929 (Orr, 1966) y 1930 (Patton y Hafner, 1983). La causa principal de su extinción parece haber sido la competencia, ataque y transmisión de enfermedades o parásitos de las ratas negras (*Rattus rattus*) y la depredación de los gatos domésticos introducidos a las islas (Clark, 1984; Dowler *et al.*, 2000).

Cuadro 6. Estado de la conservación y categorías tróficas de algunos mamíferos de Ecuador. Estado de Conservación: Albuja: 1 = Extinta, 2 = En peligro, 3 = Extirpada, 4 = Vulnerable. IUCN (Hilton-Taylor, 2000): EX = Extinta, CR = Críticamente amenazada, LR = Bajo riesgo, VU = Vulnerable, DD= Datos insuficientes. CITES (2000): I = Apéndice 1, II = Apéndice 2, III = Apéndice 3. Tipo de distribución: R = Restringido, M = Medio, A = Amplio, D = Desconocido. Gremios tróficos: Fol = Folívoro, In = Insectívoro, Fr = Frugívoro, Om = Omnívoro, Ca = Carnívoro, Sa =Sanguinívoro, Ne = Nectarívoro.

Taxa	Albuja	IUCN	CITES	Tipo de Distribución	Gremio Trófico
DIDELPHIMORPHIA					
<i>Glironia venusta</i>	4	VU		R	Om
INSECTIVORA					
<i>Cryptotis montivaga</i>	2			M	In
EDENTATA					
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	3*	VU	II	A	In
<i>Priodontes maximus</i>	4	VU	I	A	In
CHIROPTERA					
<i>Amorphochilus schnablii</i>	2	VU		M	In
<i>Artibeus fraterculus</i>	4	VU		A	Fr
<i>Balantiopteryx infulsa</i>	4	VU		D	In
<i>Choeroniscus periosus</i>	4	VU		M	Ne,In
<i>Eptesicus innoxius</i>	4	VU		M	In
<i>Lonchophylla hesperia</i>	4	VU		M	Ne
<i>Molossops aequatorianus</i>	2	VU		D	In
<i>Vampyrum spectrum</i>	4	LR		A	Ca
RODENTIA					
<i>Aotomys leander</i>	2	VU		D	In
<i>Dinomys branickii</i>	4 ?	VU		M	Fr
<i>Nesoryzomys swarthi</i>	2	VU		R	Fr
<i>Nesoryzomys darwini</i>	1	EX		M	Fr
<i>Nesoryzomys indefessus</i>	1	EX		M	Fr

Cuadro 6. Cotinuación...

Taxa	Albuja	IUCN	CITES	Tipo de Distribución	Gremio Trófico
<i>Nesoryzomys fernandinae</i>	4	VU		R	Fr
<i>Megaoryzomys curioi</i>	1			R	Fr
<i>Oryzomys galapagoensis</i>	1	CR		M	Fr
<i>Scolomys melanops</i>	4	VU		M	Fr
CARNIVORA					
<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	2	VU	II	R	Ca
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	4		I	A	Ca
<i>Leopardus tigrinus</i>	4	LR	I	M	Ca
<i>Leopardus pardalis</i>	4		I	A	Ca
<i>Leopardus wiedii</i>	4	LR	I	A	Ca
<i>Lontra longicaudis</i>	4	DD	I	M	Ca
<i>Mustela africana</i>	4	DD		M	Ca
<i>Mustela felipei</i>	4	VU		M	Ca
<i>Oncifelis colocolo</i>	4	LR	II	M	Ca
<i>Panthera onca</i>	2	LR	I	A	Ca
<i>Pteronura brasiliensis</i>	2	VU	I	M	Ca
<i>Spheothos venaticus</i>	4	VU	I	M	Ca
<i>Tremarctos ornatus</i>	2	VU	I	M	Om
PRIMATES					
<i>Alouatta palliata</i>	2	LR	I	M	Fr
<i>Aotus lemurinus</i>	4	VU	II	M	Fr
<i>Ateles f. fusciceps</i>	2	CR	II	M	Fr
<i>Cebus albifrons aequatorialis</i>	2	DD	II	M	Fr
<i>Lagothrix lagotricha</i>	4	VU	II	A	Fr
<i>Pithecia aequatorialis</i>	4	LR	II	R	Fr
<i>Saguinus tripartitus</i>	2		II	R	Fr
CETACEA					
<i>Balaenoptera borealis</i>	2	VU	I	A	Ca
<i>Balaenoptera physalus</i>	2	VU	I	A	Ca

Cuadro 6. Cotinuación...

Taxa	Albuja	IUCN	CITES	Tipo de Distribución	Gremio Trófico
<i>Balaenoptera musculus</i>	2	VU	I	A	Ca
<i>Inia geoffrensis</i>	4	VU	II	M	Ca
<i>Megaptera novaeangliae</i>	2	VU	I	A	Ca
<i>Physeter catodon</i>	4	VU	I	A	Ca
<i>Sotalia fluviatilis</i>	4	DD	I	R	Ca
SIRENIA					
<i>Trichechus inunguis</i>	2	VU	I	R	Fol
PERISSODACTYLA					
<i>Tapirus bairdii</i>	3**	VU	I	M	Fol
<i>Tapirus pinchaque</i>	2	VU	I	M	Fol
ARTIODACTYLA					
<i>Hippocamelus antisensis</i>	3**	DD	I	R	Fol
<i>Odocoileus virginianus tropicalis</i>	2		III		Fol
<i>Pudu mephistophiles</i>	2	LR	II	R	Fol

* Población del Occidente de Ecuador.

** Población de Ecuador.

Nesoryzomys indefessus: De acuerdo a Patton y Hafner (1983) y a Clark (1983), esta especie de rata endémica de la Isla Santa Cruz, Galápagos, no ha sido colectada desde 1934 (Dowler *et al.* 2000). La causa principal de la extinción es atribuida a las ratas negras, introducidas a fines de la década de los años 30 (Brosset, 1963; Clark, 1984).

Oryzomys galapagoensis: Este roedor fue colectado por primera vez en 1835, por C. Darwin, cuando visitó las Islas Galápagos, quien afirmaba que en la zona costera de la Isla San Cristóbal era muy abundante. De acuerdo a Patton y Hafner (1983) y a Clark (1984), ha sido exterminada, posiblemente por efecto de las ratas negras (*Rattus rattus*) y de los ratones (*Mus musculus*), introducidos a la isla a fines de siglo XVIII.

Megoryzomys curioi: Esta especie únicamente se conoce por restos óseos subfósiles de la isla Santa Cruz, colectados en 1966 (Dowler *et al.*, 2000), lo que sugiere la posibilidad de que esta rata habitó la citada isla, hasta tiempos muy recientes. La causa de su extinción puede ser similar a la anotada en las especies anteriores, es decir, la presencia de las ratas, ratones, gatos y otros animales introducidos.

Especies en peligro de extinción

Cryptotis montivaga: Desde su descripción (Anthony, 1921), se tienen escasos registros, como el de una población en el área de Cajas, en los Andes del sur del país, de reciente documentación (Barnett, 1992). Además del área de distribución muy restringida, la frontera agrícola continúa extendiéndose hasta niveles altos en los ecosistemas de altura. Por otra parte, cada vez son más frecuentes los incendios en los páramos, por lo que esta especie se encuentra en serio peligro de desaparecer.

Amorphochilus schnablii: Habita el occidente del Perú y Ecuador, incluyendo la Isla Puná; todas las localidades ecuatorianas pertenecen al piso Tropical Suroccidental (Albuja, 1999). Es una especie rara y se halla en peligro, debido a que los bosques secos occidentales, que constituyen su hábitat, han sido casi exterminados. Quizá los remanentes de algunas reservas sean los últimos refugios de esta especie.

Molossops aequatorianus: Esta especie de murciélago fue descrita con base a ejemplares capturados en Babahoyo, provincia de Los Ríos (Ibáñez, 1980). Al igual que la especie anterior, no se ha podido encontrar ningún otro ejemplar. Es probable que esta especie se halle en peligro de extinción, pues el área de Babahoyo se halla completamente alterada, los bosques naturales han sido reemplazados por pastos, cultivos y por poblados humanos.

Anotomys leander: De esta especie, se han registrado un total de 20 ejemplares de las quebradas del volcán Pichincha y de la zona de Papallacta (Voss, 1988). Al parecer la distribución es muy restringida. Está amenazada por varias causas como son los cambios drásticos que están sufriendo los ecosistemas de páramo, las quemadas de vegetación natural y la presión humana por ocupar las tierras, cada vez más altas, para las labores agropecuarias y asentamientos humanos. Todo esto tiene incidencia negativa en los hábitats acuáticos.

Nesoryzomys swarthi: Fue descrita por Orr (1938) con restos de cráneos de cuatro ejemplares colectados por Darwin en 1835, dados a conocer por Waterhouse (Orr, 1966) y el cráneo de un ejemplar encontrado en James Bay. Desde el último hallazgo en 1965, no se tiene ningún dato, por lo que es considerada como extinta (Clark, 1984). Las causas de su exterminio están relacionadas con los impactos de las especies introducidas, principalmente, ratas, ratones y gatos.

Arctocephalus galapagoensis: La foca peletera es una especie endémica de las Islas Galápagos. Las poblaciones más grandes se encuentran en Marchena, Pinta, Isabela y Fernandina. La población estimada de esta especie es de unos 30,000 ó 40,000 ejemplares y parece estable, excepto en Cerro Azul e Isla Isabela, donde la depredación por los perros ferales es una amenaza para estos animales (Trillmich, 1984).

Panthera onca: Habita en América del Norte, Central y del Sur, desde México hasta Argentina (Emmons, 1999). En Ecuador, el jaguar habita los bosques tropicales de ambos lados de Los Andes. En la región costera, esta especie ha sufrido un gran impacto tanto por la reducción o alteración de sus hábitats, como por la cacería. Es probable que una pequeña población sobreviva en la Reserva Ecológica Cotacachi - Cayapas y en los dos o tres remanentes grandes de bosques costeros. En la amazonía, la población de jaguares aparenta estar en mejor estado, pero son perseguidos por su piel y porque se les atribuye la depredación de animales domésticos.

Pteronura brasiliensis: La nutria gigante es diurna y de hábitos anfibios. Habita los ríos y sistemas lacustres de la baja amazonía, tanto de la Reserva Faunística Cuyabeno, como del Parque Nacional Yasuní y del Pastaza. Esta especie ha sido exterminada en algunas áreas, por efecto de la caza y la contaminación de las aguas.

Tremarctos ornatus: El oso de anteojos es la única especie de oso del Neotrópico y habita los bosques andinos desde el oeste de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y el oeste de Bolivia, quizá también Panamá (Wilson y Reeder, 1993). En Ecuador, la población ha disminuido en la mayoría de sus hábitats y en algunos casos ha sido exterminada. Hasta hace algunos años, los bosques de las laderas orientales eran refugios seguros para estos animales. Actualmente con la construcción de vías de acceso, se han incrementado la cacería y la destrucción de los bosques, poniendo en peligro la supervivencia de esta especie. Castellanos *et. al.* (en prensa) afirman que esta especie es una de las menos conocidas de la familia Ursidae, y añade que

"las pocas investigaciones realizadas se han basado en el análisis de evidencias de la actividad del oso (rastros alimenticios, excrementos, huellas, rasguños, etc.) sin contar con registros visuales ni acercamientos a los animales".

Ateles f. fusciceps: Esta subespecie de mono araña originalmente habitaba las estribaciones externas de la Cordillera Occidental de los Andes. Según datos censales de 1985, la población de estos primates en la Reserva Ecológica Cotacachi - Cayapas se estimaba en cerca de 3,000 individuos (Madden y Albuja, 1989). Fuera de la reserva, habitan los escasos y pequeños remanentes de bosques.

Cebus albifrons aequatorialis: Los monos lanudos habitan actualmente en el sector suroccidental de Ecuador y se hallan en peligro de ser exterminados. La destrucción de sus hábitats naturales les ha confinado a vivir en pequeños remanentes donde habitan pocos individuos.

Saguinus tripartitus: El mono chichico de manto dorado habita la zona sur del río Napo en la parte baja de la Amazonía de Ecuador y las áreas adyacentes de Perú y Brasil (Albuja, 1994). En Ecuador sus poblaciones se encuentran aparentemente en buen estado de conservación; sin embargo, su distribución es muy restringida y las alteraciones de los bosques amazónicos, cada vez más intensos, están poniendo en riesgo su supervivencia.

Balaenoptera borealis: Esta ballena conocida con el nombre de boba o "sei" ha sido registrada tanto en las costas continentales como en las Islas Galápagos (Clarke, 1962; Loesh, 1966). Las observaciones son muy escasas y el estado poblacional no está bien conocido.

Balaenoptera physalus: Unos pocos individuos de la ballena de aleta han sido avistados en aguas costeras continentales y de las islas Galápagos (Clarke, 1962; Loesh, 1966).

Balaenoptera musculus: La ballena azul ha sido observada en las costas de las Islas Galápagos (Clarke, 1962). El estado poblacional es desconocido.

Megaptera novaeangliae: La ballena jorobada ha sido registrada frente a las costas de la provincia del Guayas y en las Islas Galápagos (Clarke, 1962; Chiriboga, 1972; Felix y Prieto, 1991). Denkinger *et al.* (1997) y Scheidat *et al.* (2000), han efectuado

estudios de esta especie en la Isla de la Plata y las costas de Manabí. La intensa cacería a la que han sido sometidas las ballenas en todos los mares, es la causa de la declinación de sus poblaciones.

Trichechus inunguis: El manatí o vaca marina habita en las lagunas de los sistemas del Cuyabeno y Lagarto Cocha, al norte del río Aguarico, en la región amazónica (Timm *et al.*, 1986). Cuando baja el nivel del agua, principalmente en el sistema del Cuyabeno, efectúan migraciones hacia los sectores más bajos; en esta etapa se encuentran vulnerables. En la última década, la población ha disminuido notablemente y en la actualidad son muy escasos. Probablemente quedan pocos individuos en las zonas más remotas, fuera de cualquier tipo de influencia humana (J. Denking, com. pers.).

Tapirus pinchaque: El tapir o danta de monte prefiere los sitios localizados junto a corrientes de agua. La población ha sido reducida por la cacería y por la destrucción de los páramos y bosques andinos para dar paso a la agricultura y ganadería (Castellanos, 1994).

Odocoileus virginianus tropicalis: Este venado de cornamenta ramificada era en tiempos pasados muy abundante en las sabanas costeras ecuatorianas. En la actualidad se halla en peligro de extinción, ya que solamente quedan pequeños grupos en los remanentes mayores de algunos bosques, tales como el Parque Nacional Machalilla, Reserva Manglares Churute y la Reserva Militar El Telégrafo, en Arenillas. Las causas para esta situación son la reducción y alteración de los hábitats naturales y la intensa presión de la cacería.

Pudu mephistophiles: El pudú o ciervo enano es uno de los más pequeños del mundo. Son de costumbres nocturnas, muy vulnerables a la cacería. Los hábitats preferidos suelen ser las alturas andinas sobre los 3,000 msnm (Albuja, 1983). Es uno de los ciervos más escasos del país y su población se encuentra muy reducida.

Especies extirpadas

Myrmecophaga tridactyla: El oso hormiguero es un animal escaso en los bosques tropicales de Ecuador y más aún en los bosques costeros, donde su población ha sido extirpada (Albuja y Mena, 1990). Un ejemplar de oso hormiguero fue colectado en 1961 en Gualea, localidad actualmente ocupada por asentamientos humanos,

sin vegetación natural. No existen registros actuales y documentados de la presencia de esta especie en los pisos occidentales ecuatorianos. Son animales lentos e incapaces de trepar a los árboles, características que han influido negativamente en su supervivencia. En la Amazonía la población se encuentra en mejor estado.

Tapirus bairdii: Las poblaciones del tapir costero se hallan exterminadas o a punto de desaparecer por la tala de los bosques. Durante el estudio de los mamíferos del noroccidente de Ecuador, realizado entre 1984 y 1987, no se registró ningún ejemplar, ni tampoco se obtuvieron datos de su presencia (Albuja y Mena, 1989).

Hippocamelus antisensis: De acuerdo a Lydekker (1915), el área de distribución de este venado incluye a Ecuador. En trabajos posteriores se ratificó su presencia y se documentó que era abundante en las provincias de Chimborazo, Pichincha y Cotopaxi (Cabrera, 1958-1961), aunque estas referencias no se basan en datos concretos y documentados. En el supuesto caso de que esta especie habitó en Ecuador, posiblemente se habría extinguido a fines del siglo pasado.

Especies vulnerables

Glironia venusta: La distribución de esta raposa de cola peluda está restringida a una zona de la Amazonía de Brasil, Ecuador, Perú y Bolivia. En Ecuador se han colectado seis ejemplares procedentes de la boca del río Lagarto Cocha en el Aguarico, de los ríos Bobonaza y Copataza, afluentes del río Pastaza, por R. Olalla en 1926 y 1939 (Albuja, 1983). Dos de estos especímenes se hallan depositados en el Museo de la Escuela Politécnica Nacional y uno en el Museo del Instituto Nacional Mejía. No existen registros actuales de esta especie en Ecuador. Se necesitan estudios de campo para conocer su estado de conservación.

Priodontes maximus: El armadillo gigante es singular por su tamaño y por ser endémico de Sudamérica. Son fácilmente capturados en el bosque o en sus refugios (túneles cavados en el suelo). En la Amazonía baja de Ecuador son bien conocidos y al parecer, sus poblaciones se hallan en mejor estado que el oso hormiguero (*Myrmecophaga tridactyla*). La disminución de los hábitats pone en riesgo la supervivencia de esta especie.

Artibeus fraterculus: Habita Ecuador y Perú. En Ecuador se halla en el piso Tropical Suroccidental y los valles secos y bajos del sector meridional del callejón interandino

(Albuja, 1999). Aunque es común y representativo de los bosques secos occidentales la destrucción de los hábitats es un factor de riesgo para la supervivencia de esta especie.

Balantiopteryx infusca: Desde la descripción de la especie en 1897, no se ha encontrado ningún ejemplar adicional. La localidad típica de la especie es Cachabí, provincia de Esmeraldas (Albuja, 1982, 1999). Un grupo de unos 25 individuos fueron colectados en las cercanías a Lita, en los túneles del Ferrocarril Ibarra-San Lorenzo (actualmente abandonado) (McCarthy *et al.*, 2000). Alberico *et al.* (2000) extendieron el área de distribución de esta especie mediante unos siete ejemplares colectados en el Valle del Cauca, Colombia. La deforestación acelerada está destruyendo sus hábitats.

Choeroniscus periosus: Son conocidos por pocos ejemplares procedentes del occidente de Colombia y del piso Tropical noroccidental de Ecuador. Al parecer prefieren los hábitats inalterados (Albuja, 1999). La tala de los bosques occidentales está poniendo en riesgo la vida de esta especie.

Eptesicus innoxius: Los pocos ejemplares de esta especie que han sido colectados, proceden del piso Tropical Suroccidental. La mayor parte de los registros son antiguos, y sólo uno es de hace poco más de dos décadas (Albuja, 1999). Como en otros casos, la tala de los bosques occidentales amenaza su supervivencia.

Lonchophylla hesperia: Ha sido encontrada en el norte de Perú y en una localidad del piso Tropical Suroccidental (Malacatos). Probablemente habiten algunos remanentes boscosos del citado piso zoogeográfico (Albuja, 1999).

Vampyrus spectrum: Aunque el área de distribución de esta especie es amplia, las alteraciones de los hábitats amenazan la vida del murciélago americano más grande, pues prefiere los bosques en buen estado de conservación. En toda el área de distribución, sus poblaciones aparentan ser escasas (Albuja, 1999).

Dinomys branickii: En toda el área de distribución, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia, la guanta con cola es considerada rara. En Ecuador los registros corresponden a la región de Intag, en las estribaciones noroccidentales de los Andes (Museo de la Escuela Politécnica Nacional). Tirira (2000), afirma que también hay evidencias de la presencia de esta especie en los bosques nublados de

San Francisco, en el sector de las estribaciones de la Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas, en las cercanías de Gualea y Santo Domingo de los Colorados, además de algunos registros recientes de la Cordillera del Cóndor. La destrucción de los hábitats constituye una amenaza para su sobrevivencia.

Nesoryzomys fernandinae: Es endémica de la isla Fernandina. Dowler y Carroll (1996) incrementaron los registros de esta especie, al coleccionar 113 individuos en Cabo Douglas, de la citada isla. Dowler *et al.* (2000) afirman que esta especie es menos común que su congénere (*N. narboroughi*) que también habita la isla Fernandina. Aunque en esta isla no hay ratas ni ratones introducidos, el área restringida de distribución y su aparente pequeña población, la hacen vulnerable.

Scolomys melanops: De esta especie se conocen pocos ejemplares, todos procedentes de las estribaciones bajas y medias de la Cordillera Oriental de los Andes (Albuja, 1991). Aunque hay registros actuales de esta especie (Albuja, 1997), la distribución restringida y la destrucción de los bosques naturales cada vez más intensa, amenazan su supervivencia (Fig. 10).

Leopardus tigrinus: Este pequeño felino habita las estribaciones bajas y altas de los Andes. Sus poblaciones han sido alteradas por efecto de la reducción de los hábitats y la cacería, particularmente en las estribaciones occidentales.

Leopardus pardalis: El ocelote habita los pisos tropicales de ambos lados de los Andes y en todos los sitios sufre la presión de la cacería. En el piso suroccidental, la población de estos tigrillos ha sufrido un fuerte impacto por efecto de la alteración de los bosques y la cacería intensiva. Las otras especies de felinos, *Leopardus wiedii* y *Herpailurus yagouaroundi*, también se hallan amenazadas y las causas son similares.

Lontra longicaudis: Esta nutria se distribuye en las áreas bajas y estribaciones de ambos lados de la cordillera andina, vive en los ríos y se refugia entre las orillas. Su población es pequeña. La cacería, contaminación y otras alteraciones de los ecosistemas acuáticos, son los factores causantes para la declinación de sus poblaciones.

Mustela africana: Únicamente existen dos especímenes conocidos en Ecuador. Se encuentran en las colecciones de la Escuela Politécnica Nacional; uno corresponde a la parte baja de la Amazonía y el segundo fue coleccionado en Huaticocha, provincia de Napo, a unos 1,200 m de altitud por P. Mena en 1988.



Figura 10. El ratón espinoso (*Scolomys melanops*) es una especie endémica de Ecuador, que probablemente está amenazada con la extinción (Foto: L. Albuja).

Mustela felipei: Es conocida por unos pocos ejemplares de Colombia y Ecuador. En este último, hay registros de Baeza y Napo, colectados en 1923 y dados a conocer por Fawcett (1993). A estos ejemplares se añaden dos más: uno colectado en Tumbaco, 1947 y el otro de Mera, colectado en 1981, provincia del Pastaza (Rageot y Albuja, en prensa). Esta especie fue confundida con su congénere *M. frenata*, razón por la cual permaneció casi desconocida en Ecuador. Sin embargo, sus poblaciones aparentan ser pequeñas.

Oncifelis colocolo: Su distribución en Ecuador es desconocida (Albuja, 1983). Se ha registrado documentadamente en una sola localidad, “Cañaverales”, cerca de Quito, de donde se obtuvo un espécimen (Lönnberg, 1913) y desde esa fecha no se ha obtenido otro registro. Tirira (2000) afirma que existen registros concretos (sin precisarlos) en varias localidades del país.

Speothos venaticus: Es una especie rara en su área de distribución en Bolivia, Paraguay, Brasil, Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela, Guyana Francesa, Surinam y Panamá (Wilson y Reeder, 1993). Los registros son muy escasos y en el occidente del país su presencia fue documentada recientemente (Orcés y Albuja, en prensa).

Aotus lemurinus: En las colecciones de mamíferos del Museo de la Escuela Politécnica Nacional existe un ejemplar de esta especie, identificado por P. HersHKovitz; además, el autor de este trabajo ha observado varios ejemplares, atribuidos a esta especie, en algunas localidades de las estribaciones de la cordillera Real. La destrucción de los hábitats amenaza la supervivencia de esta especie.

Lagothrix lagothricha: Aunque la distribución de estos monos es muy amplia, pues habitan los bosques tropicales amazónicos, la destrucción de los bosques naturales y la intensa cacería los están poniendo en peligro. Todas las poblaciones que vivían en áreas cercanas a los poblados han desaparecido y su distribución se ha restringido a zonas muy alejadas y con vegetación en estado natural.

Inia geoffrensis: Aunque esta especie de delfín es común en los ríos amazónicos, es vulnerable a los impactos causados por la contaminación petrolera, aguas servidas y a la pesca con dinamita. El incremento del turismo en los ríos y lagunas de la Amazonía los están afectando (DenKinger *et al.*, 1998).

Physeter catodon: Habitan los océanos que bañan el territorio continental y Galápagos. A pesar de ser considerados comunes, en estos últimos años se ha notado un descenso de las poblaciones de adultos y crías en Galápagos (Day, 1994; Merlen, 1995, 2000).

Sotalia fluviatilis: Aunque los indígenas de la baja Amazonía ecuatoriana conocían la existencia de este delfín de río, su presencia no estaba bien documentada. El hallazgo de dos ejemplares en la confluencia del río Aguarico con el Cuyabeno registraron documentadamente esta especie en Ecuador (Herman *et al.*, 1992). En estos últimos años ha habido más registros en varios sitios de la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (DenKinger *et al.*, en revisión; Utreras, 1996). Sin embargo, es una especie vulnerable, al igual que la otra especie de delfín.

Del análisis efectuado, se puede concluir que pocas especies tienen datos suficientes para justificar la inclusión en una u otra categoría. La mayor parte de las

especies no son bien conocidas, tienen registros muy antiguos, muchos sitios donde fueron encontrados, actualmente son poblados y la vegetación natural ha sido eliminada o se halla muy alterada.

Por esta razón, es imperiosa la realización de estudios más profundos para tener una apreciación más real y actualizada del estado de conservación.

Causas de Extinción

Deforestación

La tasa de deforestación anual en Ecuador es del 2.3% (WRI/UNEP/UNDP, 1990), la segunda más alta en el mundo. Grandes extensiones de bosques han sido explotadas por colonos, indígenas y compañías madereras, ya sea para consumo interno como para la exportación. Actualmente en las riberas de los grandes ríos ya no existen especies maderables, por lo que hay una fuerte presión para obtener árboles dentro de las Reservas Naturales. La deforestación constituye el elemento principal de la desaparición de los mamíferos en algunas áreas. A su vez, la desaparición de los mamíferos ha ocasionado escasez de fuente proteica para los habitantes nativos, quienes en épocas pasadas dependían íntegramente de los recursos del bosque natural.

En la costa, donde se asienta casi la mitad de la población de Ecuador, los bosques naturales se han reducido notablemente, llegando casi a su desaparición en la zona del suroccidente. Los pocos remanentes que quedan alcanzan de pocos cientos y hasta unas 2,000 ha. Se estima que todos los remanentes costeros equivalen a cerca del 5% del bosque original (Dodson y Gentry, 1991). Las estribaciones medias del occidente, sobre los 1,000 m de altitud se han explotado en mayor proporción que las correspondientes de la vertiente Amazónica, sin que al momento se conozca su estado real de conservación.

En la Región Amazónica, a raíz del hallazgo petrolero en la década de los sesenta, se intensificó la colonización y el cambio de los bosques naturales por pastos y cultivos. A este proceso contribuyó la apertura de carreteras y caminos vecinales. Por otra parte, tanto en la zona costera como en la Amazonía, se ha intensificado la construcción de granjas camaroneras y el cultivo de palma africana, actividades para las cuales se han talado extensas zonas del bosque tropical, con consecuencias negativas para la vida silvestre.

Cacería

En épocas preincásicas e incásicas, la mayor parte de la población humana se ubicó en la región andina y en menor cantidad en la región costera. En los tiempos incásicos la región amazónica recibió inmigrantes indígenas que fueron los antecesores de las actuales etnias: Sionas, Secoyas, Quechuas, Cofanes, Shuar, Achuar y Huaoranis, entre otras. En la costa se asentaron varias comunidades indígenas de las cuales sobreviven ahora los Awa, Colorados y Cayapas. La subsistencia de los primeros pueblos fue dependiente de la extracción de los recursos de los bosques. En el período posterior a la llegada de los españoles (1526 - 1800) en la región interandina se cazaban venados, conejos y otras especies. La carne de estos animales era vendida en sitios denominados tambos, ubicados a lo largo de los valles andinos.

Tanto en tiempos pasados como en el actual, la vida silvestre y en especial los mamíferos han jugado un papel importante en la vida de los indígenas, constituyendo una fuente de proteínas esenciales. Sin embargo, la presión de cacería ha terminado con poblaciones enteras de algunas especies en muchas áreas, principalmente de los bosques costeros y andinos. Las más afectadas por la cacería son los mamíferos grandes entre los cuales están los venados, tapires, pecaríes, osos, monos y felinos. Algunos monos son utilizados como mascotas o para el aprovechamiento de la carne; los felinos son cazados para la extracción de las pieles y colmillos. Los mamíferos grandes suelen ser los primeros en desaparecer del área de influencia humana y, cuando éstos son escasos, se inicia la captura de roedores. Para los indígenas de la Amazonía los chorongos (*Lagothrix*), aulladores (*Alouatta*) y los monos araña o maquisapas (*Ateles*) son muy importantes como mamíferos de caza (Vickers, 1991).

En varios centros poblados, tales como Lago Agrio, Coca, Puyo, Misahuallí y Tena, se venden cachorros de tigrillos a precios que varían entre 5,000 y 25,000 sucres (US\$ 10 y 50). Además de los animales vivos, se venden pieles y colmillos de varias especies de felinos (Paz y Miño, 1988). En algunos sitios se practica la cacería de subsistencia y comercial, que tiene por finalidad la utilidad económica por la venta de carne, pieles y otros elementos. Los colonos cazan indiscriminadamente, sin considerar el estado reproductivo ni la edad de los individuos, ocasionando un efecto negativo en las poblaciones de mamíferos.

En la zona altoandina, los principales animales de caza son los venados (*Odocoileus virginianus*), las cervicabras (*Mazama rufina*) y los conejos (*Sylvilagus brasiliensis*), razón por la cual las poblaciones, principalmente de venados, han sido exterminadas de gran parte del área de distribución original.

Apertura de vías de comunicación

Las vías de acceso tales como las carreteras y caminos vecinales, han acelerado la colonización desordenada hacia zonas alejadas de la Amazonía y de la costa y han desencadenado procesos negativos al ambiente. El incremento demográfico ejerce una fuerte presión a los bosques naturales y a las poblaciones de mamíferos y otros animales. Con la construcción del ferrocarril a la costa y las carreteras a la costa y Amazonía, estas últimas estimulada por la industria petrolera, la colonización en las áreas tropicales se incrementó desde la segunda mitad del siglo XIX.

Contaminación

La industria petrolera ha provocado una serie de impactos al ambiente, constituyéndose en una de las principales causas del deterioro de la fauna acuática de la región Amazónica de Ecuador. Las diferentes acciones de esta industria han contaminado y alterado diferentes elementos del medio, resultado del vertido de grandes cantidades de crudo a las aguas. Además, esta industria ha estimulado la colonización de áreas remotas de la Amazonía y con ella ha provocado una fuerte presión por el uso de los recursos contaminando los ríos, suelo y aire. Otra industria que impacta a los mamíferos es la minera, principalmente, la aurífera, la cual además de alterar el bosque, contamina las aguas con mercurio. Esta industria se desarrolla en varias zonas como la noroccidental, nororiental y suoriental del país, donde es más intensa, amenazando seriamente a los ecosistemas del Parque Nacional Podocarpus.

Áreas protegidas

El Sistema Nacional de Áreas Protegidas en Ecuador alcanza un total de 17 unidades: seis parques nacionales (dos parques son Reservas de la Biósfera), cinco reservas ecológicas, una reserva biológica, dos reservas de producción faunística, una reserva geobotánica y dos áreas nacionales de recreación. En total, el área protegida asciende a unos 3.8 millones de hectáreas, equivalentes al 15.2% de la superficie del país. Hay también zonas protegidas que no integran este sistema y que están manejadas, en su mayor parte, por organizaciones no gubernamentales o por sus propietarios. Algunas de estas son Cerro Blanco, La Perla, Pedro Franco Dávila, Reserva Etnica y Forestal Awa, Bosques Protectores de Pichincha, Paschoa, Sumaco, Maquipucuna, Mindo y Nambillo.

La problemática de la conservación en las áreas naturales continentales protegidas por el Estado o por grupos organizados es similar entre ellas. En todas

existe una fuerte presión humana por ocupar sus tierras y cazar los mamíferos y aves grandes, a tal punto que los esfuerzos para detener invasiones o controlar los impactos son insuficientes. Algunas áreas protegidas se hallan ocupadas por colonos, quienes extraen madera y otros recursos, siendo muy difícil su control. Tampoco hay control de la cacería de animales en las áreas de reserva y a pesar de estar muy alejadas de los centros poblados, los cazadores acuden por la relativa abundancia de mamíferos grandes.

La contaminación ambiental dentro de las reservas, por ejemplo en el Cuyabeno, es alarmante. Las acciones que desarrollan las industrias hidrocarburíferas y mineras producen la muerte de especies de mamíferos acuáticos y terrestres. Actualmente se están construyendo carreteras en las áreas naturales con el objeto principal de facilitar la extracción del petróleo. Estas actividades se están ejecutando sin evaluaciones serias o sin tomar en cuenta las recomendaciones de la comunidad científica.

COMENTARIO FINAL

Los mamíferos, como el resto de los componentes de un ecosistema, dependen casi totalmente de los bosques, pues éstos les proveen de numerosos recursos para la supervivencia. Por lo tanto, si se logran conservar los bosques, también se conservarán los mamíferos. Para cumplir con este objetivo, es necesario profundizar los estudios de los diferentes aspectos biológicos de los mamíferos, con lo cual se establecerán las mejores alternativas que posibiliten su conservación efectiva. Es necesaria la ejecución de un mayor número de investigaciones, especialmente en las áreas que permanecen inexploradas, como es el caso de las estribaciones de ambas cordilleras, las montañas de la costa y los ramales aislados orientales de la llamada tercera cordillera.

De muchas especies de mamíferos sólo se cuenta con uno o pocos registros, algunos de hace un siglo y, en otros casos, las localidades típicas se encuentran ocupadas por poblaciones y ciudades. Por estas razones se requiere actualizar los inventarios de mamíferos. Por otra parte, es indispensable la ejecución de estudios de seguimiento a largo plazo sobre ecología, sistemática y otros aspectos biológicos de los mamíferos en los hábitats representativos de cada ecosistema. Entre los grupos de mamíferos que merecen mayor atención desde el punto de vista sistemático y zoogeográfico están los quirópteros y los roedores. Estos dos grupos contribuyen notablemente a la diversidad de los mamíferos en cualquiera de las áreas del Neotrópico.

También es de gran importancia el conocimiento de la distribución geográfica de las especies en peligro de extinción y el estado actual de las poblaciones existentes. Esta información será fundamental para elaborar y poner en práctica los planes de conservación. Varias especies de mamíferos en peligro podrían ser mantenidas en criaderos para posteriormente trasladarlas a sus hábitats de origen. El desarrollo de técnicas apropiadas para la crianza de los mamíferos silvestres, servirán para reducir la presión de cacería y ayudar a mejorar la dieta y la economía de los habitantes de las poblaciones rurales.

Los estudios de las especies de mamíferos endémicos, a la vez que contribuirán a fortalecer las teorías de los refugios pleistocénicos, servirán de soporte científico para justificar el establecimiento de áreas con alguna categoría de conservación.

Los estudios citogenéticos servirán para aclarar los problemas taxonómicos y filogenéticos de algunos taxa y establecer el grado de afinidad de los mamíferos de las dos vertientes andinas.

La gran alteración que han soportado los parques nacionales y reservas naturales, especialmente los costeros, afectan directamente a la diversidad y a la estabilidad de las poblaciones de mamíferos. Se requiere pasar de las propuestas teóricas a la práctica, a fin de mantener para la posteridad, por lo menos, una muestra representativa de los mamíferos en los diferentes ecosistemas.

Sólo con un manejo integral y sostenido del bosque con la aplicación de técnicas y aportes científicos e involucrando a los indígenas en estas tareas, se podrá asegurar la permanencia de los mamíferos en sus hábitats naturales. Una de las alternativas de conservación es el turismo orientado a la naturaleza, actividad que en Ecuador se ha incrementado notablemente. Este tipo de turismo requiere ser ejecutado con todas las normas conservacionistas y con criterios del denominado ecodesarrollo.

ABSTRACT

Ecuador is located in northwestern South America on the equator and has an area of 256,370 km². The dominant physical feature of the country is the mountain range, the Cordillera of the Andes, a giant wall that divides the continental territory into three natural regions. The Coastal Region has a width of 20-200 km, with moderate topography and small mountain ranges no higher than 800 masl. The Andean Region is formed by two mountain ranges that run north to south, connected by transverse mountains. The Oriente or Amazonian Region extends from the flanks of the Andes to the basin of the Amazon. Other natural region is the Galápagos Islands, which are located in the Pacific Ocean at a distance of 972 km from the continent.

The three natural regions of Ecuador present a variety of climates and habitats, a consequence of their geographic position, wide range of altitude (from sea level to 6,300), and the influence of the marine currents, the cold Humboldt and the warm El Niño. These factors have a modifying and regulating effect on the climates of Ecuador otherwise situated in a torrid zone.

Even though Ecuador has a relatively small land area, it competes in diversity with larger South American countries and exceeds the diversity of many other temperate countries. Taxonomic studies estimate the existence of about 25,000 species of vascular plants and more than 4,239 species of vertebrates, in Ecuador.

Studies of mammals in Ecuador were formally initiated at the beginning of the 19th century, on aspects of systematics and zoogeography; subsequent contributions were made in ecology, biology, and paleontology. The contributions published up through the 1970's averaged five articles per decade; in the 1980's there have been 25 contributions and in the last decades, these have increased. In recent years the increase of research related to ecology by foreigners and some nationals is noteworthy. Still the knowledge of mammals is scarce, to an extent that species that were previously found only in neighboring countries are now being registered in Ecuador in addition to new species also being described.

One cannot refer to the fauna of Ecuador without mentioning the work of Gustavo Orcés V. He carried out several scientific contributions on mammals and pioneered scientific collections in the country, not only of mammals but also of other groups of vertebrates. These collections are housed in the Departamento de Ciencias Biológicas of the Escuela Politécnica Nacional.

The mammalian fauna of Ecuador consists of 13 orders, 44 families, 176 genera and 362 species. The diversity index is 1.3×10^{-3} spp/km² which is high in comparison with the other countries of South America. Of the total diversity of mammals, 97 genera are monospecific and the rest (79) are polyspecific; included in the latter are 265 species. The orders of mammals that contribute the most to diversity are the bats and rodents; together they comprise 65% of the total, and bats have most species as well as the greatest number of individuals. In tropical forests, the total number of species of bats may exceed 50% of the total mammal fauna.

Twenty five species of mammals are endemic to Ecuador, of which 8 occur on the Galápagos Islands; the majority are rodents. Aside from these species, which are strictly endemic, more than 10% of mammals of Ecuador have been registered in zones under Ecuadorean jurisdiction and in one or few neighboring countries.

Almost half of the species of land mammals (175) are between 11 and 100 g. Most of them are bats, rodents, and marsupials. About thirty species (9.1%) reach 10 g, most of them bats. Mammals in Ecuador are classified in seven trophic categories according to the principal element of their diet. Most are frugivorous (162) and insectivorous (75); together they represent 65% of the land mammals.

I have performed a brief analysis of the mammalian fauna in which I included the more common genera of each order, some attributes of their preferred habitats and their distribution in the zoogeographic levels. The diversity of mammals in a tropical Andean area is related to altitude and to other ecological factors. The ecological zones situated at lower elevation have a greater diversity of mammals; almost 53% of the mammals of Ecuador inhabit the Eastern Tropical zone. At the other extreme is the high Andean zone with 13% of the total diversity. The mammals of Galápagos, without including marine mammals, equal 3.6% of the total diversity.

Many species of the tropical forest are rare and only a few specimens are known. Their distribution is very restricted and probably their populations are scarce. Another situation that has not been properly explained is the difference in population sizes found between species of the western and eastern Ecuadorean tropics. It is believed that there is a greater number of individuals per species in the western areas.

The state of conservation of mammals in Ecuador is not well known, for most mammals there are only a few qualitative accounts available. A description including different categories has been elaborated, in which is included bibliographic information of the IUCN and CITES. Fifty four species have been placed by the author in the different categories: 4 species are extinct, 21 are threatened by extinction, 3 have been extirpated from Ecuadorean territory or from a region, and 26 are considered vulnerable. Among the extinct species, there are several endemic rats of the Galápagos Islands, exterminated because of competition, and transmission of diseases from black rats as well as predation by introduced cats. Information is provided on the distribution in Ecuador of each of the species and the cause of their present condition is analyzed. The annual deforestation rate, which has reached 2.3%, is the principal cause of the disappearance of mammals. On the coast, where almost half of Ecuadorean population lives, the natural forests have been substantially reduced and has almost been totally destroyed in the southern area, leaving only a few remnants of a few hundred to about 2,000 hectares. In the Amazonian region, upon the discovery of oil in the 1960's, colonization intensified and the natural forests were transformed into pastures and cropland. This development has escalated the opening of highways and roads. Both, on the coast and in Amazonia, the construction of shrimp cultures has expanded, as has the cultivation of banana and African palm, for which extensive zones of the tropical forest have been cut down, causing negative consequences for wildlife.

Hunting played and still plays an important role in the life of some rural people, providing essential nutrients for Indians and colonists alike. The animals mostly affected by hunting are deer, tapirs, peccaries, bears, monkeys and several cats, which are the first to be eliminated from the area of human influence.

The access via highways and roads are important for the development of a region. They have hastened colonization and have negative consequences for the natural environment. The colonization of tropical areas has increased since the construction of railroads to the coast, and of highways to the coast and Amazonia, the latter stimulated by

the oil industry. This industry is one of the principal causes of deterioration of natural habitats and threatens wildlife in the Ecuadorean Amazon region. The various activities of this industry cause contamination of rivers, soil and air. Another industry which causes a negative impact on the mammals is mining, principally goldmining, which also destroys the forest and contaminates the rivers with mercury, producing disturbances in both animals and humans.

The National System of Protected Areas in Ecuador manages a total of 17 areas all which experience a strong pressure from colonists to occupy and utilize the land and to extract the natural resources; the Ecuadorean government is seemingly impotent to stop these invasions.

To improve the outlook on conservation of mammals in Ecuador, it is necessary to investigate, particularly in the zones that are unexplored, which not only would permit us to have new records of mammals but also of new species, ecological details, and the potential for conservation in these areas. Bats and rodents are among the groups of mammals needing major attention from the systematic and zoogeographic point of view. It is indispensable to carry out continuing studies over a longer period of time on the ecology, systematics and other biological aspects in the representative habitat of each ecosystem.

Finally, it is necessary to intensify conservation programs of natural areas, incorporating the native people in their communities within natural areas, to be the guardians of their domain.

AGRADECIMIENTOS

El autor deja constancia de sus agradecimientos al Profesor Gustavo Orcés V. por sus valiosas sugerencias durante la realización de este artículo y a los Biólogos Carmen Merizalde, Ana Almendáriz, Jorge Palacios, Fredy Trujillo y Sandra Enríquez, por la revisión y críticas al manuscrito. Las Dras. R. Burnhan y P. Mothes realizaron la revisión del resumen en inglés.

LITERATURA CITADA

- Alberico, M.S., A. Cadena, J. Hernández-Camacho y Y. Muñoz-Saba. 2000. Mamíferos (Synapsida:Theria) de Colombia. *Biota Colombiana*, 1:43-75.
- Albuja, L. 1982. *Murciélagos de Ecuador*. Escuela Politécnica Nacional, Quito.
- Albuja, L. 1983. *Mamíferos Ecuatorianos considerados Raros o en Peligro de Extinción*. Publicación del Departamento de Áreas Naturales y Vida Silvestre del Ministerio de Agricultura y Ganadería, Imprenta Galaxi. Quito.
- Albuja, L. 1991. Mamíferos. *Politécnica (Quito), Serie Biología*, 16: 163-203.
- Albuja, L. 1994. Nuevos registros de *Saguinus tripartitus* en la Amazonía ecuatoriana Neotropical. *Primates*, 2:8-10.

- Albuja, L. 1997. Mamíferos. Pp. 6-10, en: *Diagnóstico de la Fauna de Vertebrados e Impactos ocasionados en los Estudios de Prospección Exploratoria: Arapino*. Informe Inédito. Escuela Politécnica Nacional, Quito.
- Albuja, L. 1999. *Murciélagos del Ecuador*. Segunda edición. Cicetronic Cia., Quito.
- Albuja, L. y A. Luna. 1997. Mamíferos de la cordillera del Cóndor. Pp. 71-78, en: *The Cordillera del Condor Region of Ecuador and Peru: a biological assessment* (T.S. Schulenberg y K. Awbrey, eds.). Conservation International, Washington, D.C.
- Albuja, L. y B. Patterson. 1996. A new species of northern shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) from the Cordillera del Condor, Ecuador. *Journal of Mammalogy*, 77:41-53.
- Albuja, L. y P. Mena. 1987. Distribución y notas ecológicas de *Proechimys semispinosus* (Rodentia: Echimyidae), en el noroccidente Ecuatoriano. *Revista Politécnica*, 8:145-162.
- Albuja, L. y P. Mena. 1989. Adiciones a la fauna de quirópteros del noroccidente de Ecuador. *Revista Politécnica*, 14:105-111.
- Albuja, L. y P. Mena. 1990. *Mamíferos del Noroccidente de Ecuador*. Informe inédito. Quito.
- Albuja, L., A. Almendáriz, P. Mena y R. Barriga. 1993. Inventarios de vertebrados de Ecuador. Pp. 83-103, en: *La Investigación para la Conservación de la Diversidad Biológica en Ecuador* (P. Mena y L. Suárez, eds.). Ecociencia, Quito.
- Albuja, L., M. Ibarra, J. Urgilés y R. Barriga. 1980. *Estudio Preliminar de los Vertebrados Ecuatorianos*. Escuela Politécnica Nacional, Quito.
- Anthony, H. E. 1921. Preliminary report on Ecuadorean mammals No. 1. *American Museum Novitates*, 20:1-6.
- Anthony, H. E. 1923. Preliminary report on Ecuadorean mammals No. 3. *American Museum Novitates*, 55:1-14.
- Anthony, H. E. 1924. Preliminary report on Ecuadorean mammals No. 4. *American Museum Novitates*, 114:1-6.
- Baker, R. H. 1974. Records of mammals from Ecuador. *Publication of the Museum, Michigan State University, Biological Series*, 5:129-146.
- Balslev, H. 1988. Distribution patterns of Ecuadorean plant species. *Taxon*, 37:567-577.
- Barnett, A. 1997. The ecology and natural history of a fishing mouse *Chibchanomys* sp. nov. (Ichthyomini: Muridae) from the Andes of Ecuador. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 62:43-52.
- Barnett, A. A. 1992. Notes on the ecology of *Cryptotis montivaga* Anthony, 1921 (Insectivora: Soricidae), a high-altitude shrew from Ecuador. *Mammalia*, 56:587-592.
- Barnett, A. y C. Gordon. 1984. Mammal Report. Pp. 40-62, en: *Exploration Club Expedition Cajas National Park, Ecuador* (A. Barnett, I. Crouch, C. Gordon y T. Iszatt, eds.). University College North Wales, Preliminary Report. Bangor, Inglaterra.
- Branco, W. 1883. Ueber eine fossile Säugethier-Fauna von Punin bei Riobamba in Ecuador. II: Beschreibung der Fauna. *Palaeont. Abb. Bd.*, 1:57-204.
- Brosset, A. 1963. Status actuel des mammifères des Iles Galapagos, *Mammalia*, 27:323-338.
- Cabrera, A. 1958-1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas, 4:1-732.

- Cabrera, A. y A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Monografía No. 13. Serie Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.
- Cabrera, A. y J. Yepes. 1940. *Mamíferos Sudamericanos (vida, costumbres y descripción)*. Historia Natural Ediar, Compañía Argentina de Editores, Buenos Aires.
- Campos, F. 1990. *Preferencias de hábitat, aspectos reproductivos y comportamiento de canto como factores determinantes en la territorialidad de Callicebus torquatus, en la Amazonía ecuatoriana*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito.
- Castellanos, A. 1994. *La crianza de un tapir andino en el bosque protector Pasochoa y notas ecológicas en el Parque Nacional Sangay*. Tesis de Licenciatura de la Facultad de Filosofía, Universidad Central de Ecuador, Quito.
- Castellanos, A. (en prensa). *Ecología y comportamiento de osos andinos reintroducidos en la Reserva Biológica Maquipucuna, Ecuador: Implicaciones en conservación*. Quito.
- CITES. 1992. *Checklist of CITES fauna and flora*. CITES, Lausanne.
- CITES. 2000. *Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres*. CITES, Nueva York.
- Clark, D. A. 1984. Native land mammals in Galapagos. Pp. 225-231, en: *Galapagos* (R. Perry, ed.). Pergamon Press, Oxford.
- Clarke, R. 1962. Whale observation and whale marking off the coast of Chile in 1958 and from Ecuador toward and beyond the Galapagos Islands in 1959. *Norsk Hvalfangst-Tidende*, 7:265-287.
- Clarke, R. y A. Aguayo. 1965. Bryde's whale in the Southeast Pacific. *Norsk Hvalfangst-Tidende*, 7:141-148.
- Chapman, F. M. 1926. The distribution of bird life in Ecuador. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 75:1-784.
- Chiriboga, H. 1972. *Las ballenas en el Pacífico Sur Oriental*. Instituto Oceanográfico de la Armada, Guayaquil.
- Day, D. 1994. List of cetaceans seen in Galapagos. *Noticias de Galápagos*, 53:5-6.
- De la Torre, S. 1991. *Área de vida, comportamiento reproductivo y hábitat de Saguinus nigricollis graellsii (Primates: Callitrichidae) en la Amazonía Ecuatoriana*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Quito.
- De Velasco, J. 1789. *Historia del Reino de Quito en la América Meridional*. Ed. Casa de la Cultura Ecuatoriana, Quito.
- De Vries, F. Campos, S. de la Torre, E. Asanza, A. Sosa y F. Rodríguez. 1993. Investigación y conservación en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno. Pp. 167-211, en: *La Investigación para la Conservación de la Diversidad Biológica en Ecuador* (P. Mena. y L. Suárez, eds.). Ecociencia, Quito.
- Denkinger, J., C. Pairoa-Riofrío y M. Scheidat. 1997. *Humpback whales (Megaptera novaeangliae), breeding off the coast of Manabí, Ecuador*. Proceedings of the 11th International Conference of the European Cetacean Conference Society, Stralsund, Alemania.

- Denkinger, J., J. Carltröm y F. Campos. 1998. *Surfacing behavior of amazon river Dolphins in relation to motorized canoes*. Abstracts, 1st. World Marine Mammals Science Conference, Monaco.
- Denkinger, J., L. Albuja, C. Castro, B. Miller, Rattenbury y M. Scheidat. en revisión. Status of the Amazonian manatee (*Trichechus inunguis*) in the Cuyabeno Reserve Ecuador. *Biotropica*.
- Dodson, C. H. 1989. History and status of forest in Ecuador. Pp. 30-49, en: *Assessment of biological diversity in Ecuador-Appendix* (B.J. Cabarle, ed.). World Resources Institute, Washington, D.C.
- Dodson, C.H. y A.H. Gentry. 1991. Biological extinction in Western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78:273-295.
- Dowler, R.C. y D.S. Carrol. 1996. The endemic rodents of Isla Fernandina: population status and conservation issues. *Noticias Galápagos*, 57:8-13.
- Dowler, R.C., D.S. Carrol y C.W. Edwards, 2000. Rediscovery of rodents (genus *Nesoryzomys*) considered extint in the Galápagos Islands. *Oryx*, 34:109-117.
- Emmons, L. y F. Feer. 1999. *Mamíferos de los bosques húmedos de América Tropical. Una Guía de Campo*. Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Emmons, L. y L. Albuja. 1992. Rapid Assessment Program. Pp. 24-53, en: *Status of Forest remnants in the Cordillera de la Costa and adjacent areas of Southwestern Ecuador* (T.A. Parker y J.L. Carr, eds.) Conservation International, Washington, D.C.
- Fawcett, D. 1993. Colombian weasel project. *Small Carnivore Conservation*, 8:18.
- Felix, F. y M. Prieto. 1991. Breve historia de la cetología en Ecuador y una lista de las especies registradas. *Fundación Ecuatoriana para el Estudio de Mamíferos Marinos, Boletín Técnico*, 1:10-19.
- Ficcarelli, G., V. Borselli, G. Herrera, M. Moreno Espinoza y D.Torre. 1995. Taxonomic remarks, on the South American mastodons referred to *Haplomastodon* and *Cuvieronius*, (Remarques taxonomiques sur les mastodontes de l'Amerique du Sud attribues a *Haplomastodon* et *Cuvieronius*). *GEOBios*, 28:745-756.
- Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory. Pp. 6-24, en: *Biological Diversification in the Tropics* (G.T. Prance, ed.). Columbia University Press, Nueva York.
- Herman, L., L. Von Fersen y M. Solangi. 1992. *The Bufo (Inia geoffrensis) in the Lagartococha of the Ecuador of the Ecuadorean Amazon*. Manuscrito no publicado. Nurenberg, Alemania.
- Hershkovitz, P. 1938a. Two new squirrels from Ecuador. *Occasional Papers, the Museum of Zoology*, 391:1-6.
- Hershkovitz, P. 1938b. A review of the rabbits of the Andinus group and their distribution in Ecuador. *Occasional Papers, the Museum of Zoology*, 393:1-15.
- Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Neotropical mammals. *Fieldiana Zoology, New Series*, 36:581-620.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana Zoology, New Series*, 46:1-525.

- Herskovitz, P. 1963a. The recent mammals of South America. *Proceedings 16th International Zoology Congress*, 4:40-45.
- Herskovitz, P. 1963b. A systematic and zoogeographic account of the monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae) of the Amazonas and Orinoco River basins. *Mammalia*, 27:1-80.
- Herskovitz, P. 1966a. Mice, land bridges and Latin America faunal interchange. Pp. 725-747, en: *Parasites of Panama* (R.L. Wenzel y V.J. Tipton, eds.). Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois.
- Herskovitz, P. 1966b. Taxonomic notes on tamarins; genus *Saguinus* (Callitricidae, Primates) with descriptions of four new forms. *Folia Primatologica*, 4:381-395.
- Herskovitz, P. 1969. The evolution of mammals on southern continents. VI. The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. *Quarterly Review of Biology*, 44:1-70.
- Herskovitz, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431, en: *Evolution, mammals, and southern continents* (A. Keast, F.C. Erk y B. Glass, eds.). State University of Nueva York Press, Albany, Nueva York.
- Herskovitz, P. 1977. *Living new world monkeys (Platyrrhini) with an introduction to primates*. Vol. 1. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Herskovitz, P. 1982. Subspecies and geographic distribution of black-mantle tamarins *Saguinus nigricollis* Spix (Primates: Callitrichidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 95:647-656.
- Herskovitz, P. 1983. Two new species of night monkeys, genus *Aotus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report on *Aotus* taxonomy. *American Journal of Primatology*, 4:209-243.
- Herskovitz, P. 1984. Taxonomy of squirrel monkeys genus *Saimiri* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary report with description of a hitherto unnamed form. *American Journal of Primatology*, 7:155-210.
- Herskovitz, P. 1987. The taxonomy of South American sakis, genus *Pithecia* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary report and critical review with the description of a new species and subspecies. *American Journal of Primatology*, 12:387-468.
- Hilton-Taylor, C. 2000. *Red List of Threatened Species*. UICN, Gland, Suiza.
- Hoffstetter, R. 1948a. Nota preliminar sobre los Edentata-Xenarthra del Pleistoceno Ecuatoriano. I: Dasypodidae y Megatheriidae. *Boletín Informativo Científico Nacional*, 2:20-33.
- Hoffstetter, R. 1948b. Nota preliminar sobre los Edentata-Xenarthra del Pleistoceno Ecuatoriano. II: Mylodontidae. *Boletín Informativo Científico Nacional*, 2:19-42.
- Hoffstetter, R. 1949a. Sobre los Megatheriidae del Pleistoceno de Ecuador: *Schaubia* gen. nov. *Boletín Informativo Científico Nacional*, 3:1-45.
- Hoffstetter, R. 1949b. Les félins du Pléistocène de l'Equateur. I: faune actuelle et méthodes de comparaison. *Travaux de l'Institut Français d'Études Andines*, 1:3-52.
- Hoffstetter, R. 1950a. Algunas observaciones sobre los caballos fósiles de la América del Sur. *Amerhippus* gen. nov. *Boletín Informativo Científico Nacional*, 3:26-27 y 426-454. Figs. 1-4.

- Hoffstetter, R. 1950b. Observaciones sobre los mastodontes de Sudamérica y especialmente de Ecuador. *Hapломastodon*, subgen. nov. de *Stegomastodon*. Publicaciones Escuela Politécnica Nacional, Quito.
- Hoffstetter, R. 1952. Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Equateur. *Memoirs de la Société Géologique de France*, 31:1-391.
- Ibáñez, C. 1980. Descripción de un nuevo género de quiróptero neotropical de la familia Molossidae. *Doñana, Acta Vertebrata*, 7:104-111.
- Irvine, D. 1987. *Resource management by the Runa indians of the Ecuadorean Amazon*. Tesis Doctoral, Universidad de Stanford, California.
- Jenkins, P.D. y A.A. Barnett. 1997. A new species of water mouse, of the genus *Chibchanomys* (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae) from Ecuador. *Bulletin of the Natural History Museum, London*, 63:123-128.
- Kolberg, J. 1971 [1871]. *Hacia el Ecuador (Nach Ecuador) relatos de viaje*. Centro de Publicaciones de la PUCE, Quito.
- Lobato, L. 1989. *Estudios citogenéticos de roedores de dos poblaciones de Akodon mollis (Cricetidae) de Ecuador*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía, Universidad Central, Quito.
- Lobato, L., G. Cantos, B. Araujo, N.O. Bianchi, y S. Merani. 1982. Cytogenetics of the South American *Akodon* rodents (Cricetidae). VIII. *Akodon mollis*: a species with XY females and B chromosomes. *Genetics*, 57:199-205.
- Loesh, H. 1966. Observación de ballenas en aguas ecuatorianas. *Boletín Científico y Tecnológico*, 1:1-18.
- Lönnberg, E. 1913. Mammals from Ecuador and related forms. *Arkiv für Zoolological Stockholm*, 8:1-37.
- Lönnberg, E. 1921. A second contribution to the mammalogy of Ecuador with some remarks on *Caenolestes*. *Arkiv für Zoolological Stockholm*, 14:1-104.
- Lönnberg, E. 1922. A third contribution to the mammalogy of Ecuador with some remarks on *Caenolestes*. *Arkiv für Zoolological Stockholm*, 14:1-23.
- Lydekker, R. 1915. Catalogue of the ungulate mammals in the British Museum (Natural History). *British Museum (Natural History)*, 4:1-438.
- Madden, R. y L. Albuja. 1989. Estado actual de *Ateles fusciceps fusciceps* en el noroccidente ecuatoriano. *Politécnica 14, Serie Biología*, 2:113-157.
- McCarthy, T.J., L. Albuja y I. Manzano. 2000. Rediscovery of the brown sac-wing bat, *Balantiopteryx infusca*, (Thomas, 1897), in Ecuador. *Journal of Mammalogy*, 81:958-961.
- McCracken, G., J. Hayes, J. Cevallos, Z. Guffey y C. Romero. 1997. Observation on the distribution, ecology, and behaviour of bats on the Galapagos Islands. *Journal of Zoology, London*, 243:757-770.
- Merlen, G. 1995. *Guía de campo de los mamíferos marinos de Galápagos*. Instituto Nacional de Pesca, Guayaquil.
- Merlen, G. 2000. Nocturnal acoustic location of the Galápagos fur seal *Arctocephalus galapagoensis*. *Marine Mammal Science* 16:248-253.

- Mogollón, L., M. Siza y L. Lobato. 1991. Determinación cariotípica de las especies *Anoura geoffroyi* y *Mormoops megalophylla* de la parroquia San Antonio de Pichincha. *Revista Filosofía, Letras y Educación*, 44:123-132.
- Moyon, M. y Barrera, A.M. 1982. *Determinación cariotípica del género Akodon (Rodentia: Cricetidae) del páramo "El Ángel"*. Tesis de Licenciatura de la Universidad Central de Ecuador, Quito.
- Orcés G. 1944. Sobre la existencia al norte del Amazonas de los géneros *Atelocynus* y *Grammogale*. *Revista Flora*. I.C.N. V (13 14): 25-30.
- Orcés G. 1947. Los cánidos de Ecuador. *Boletín Institucional, Universidad Central*, 5:6-7.
- Orcés G. y L. Albuja. 1986. Nueva especie de armadillo *Cabassous*: Dasypodidae, para el Ecuador y nuevos registros de armadillo gigante. *Revista Politécnica*, 10:35-43.
- Orcés, G. y L. Albuja. (en prensa). Presencia de *Speothos venaticus* (Carnivora: Canidae) en el Ecuador occidental y nuevo registro de *Coendou rufescens* (Rodentia: Erethizontidae) en el Ecuador.
- Orr, R. T. 1938. A new rodent of the genus *Nesoryzomys* from the Galapagos Islands. *Proceedings of the California Academy of Science*, 23:303-306.
- Orr, R.T. 1966. Evolutionary aspects of the mammalian fauna of the Galapagos. Pp. 276-281, en: *Proceedings Symposium to Galapagos International Scientific Project* (R.I. Bowman, ed.). University of California Press, Berkeley, California.
- Ortiz, F. 1980. Un registro de mamífero nuevo para el Ecuador continental. *Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Quito, Ecuador*, 2:51-56.
- Patton, J.L. y M.S. Hafner. 1983. Biosystematics of the native rodents of the Galapagos Archipelago, Ecuador. Pp. 539-569, en: *Pattern of evolution in Galapagos organisms* (R.I. Bowman, M. Benson y A.E. Leviton, eds.). Pacific Division, American Association for the Advancement of Science. San Francisco, California.
- Paz y Miño, G. 1988. Notas sobre la cacería y la conservación de los félidos en la Amazonía ecuatoriana. *Boletín Científico de la Fundación Simón Bolívar*, 2:1-14.
- Rageot, R. y L. Albuja. (en prensa). Nuevos registros de *Mustela felipei* (Carnivora: Mustelidae) para el Ecuador.
- Rageot, R. y L. Albuja. 1986. Un mamífero nuevo para el Ecuador, *Monodelphis adusta* (Marsupiala; Didelphidae). *Revista Politécnica*, 11:97-103.
- Rageot, R. y L. Albuja. 1994. Mamíferos de un sector de la alta Amazonía ecuatoriana: Mera, Provincia de Pastaza. *Revista Politécnica, Serie Biología*, 19:165-208.
- Reyes, H. 1990. *Aspectos ecológicos y etológicos de Saguinus nigricollis graellsii (Primates: Callitrichidae) en la Amazonía ecuatoriana*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito.
- Robinson, F. y A. Barnett. 1981. *Oxford Cajas Expedition, Ecuador 1981*. Reporte final. Manuscrito inédito, Londres.
- Rodríguez, F. 1991. *Notas sobre la ecología del ocelote en la Reserva de producción faunística Cuyabeno, y una revisión taxonómica de la especie en Ecuador*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito.

- Scheidat, M., C. Castro, J. Denking, J. González y D. Adelung. 2000. *A reproduction ground for humpback whale (Megaptera novaengliae): the Machalilla National Park, Ecuador*. Informe Técnico. Fundación Yacu-pacha, Quito.
- Spillmann, F. 1931. *Die Säugetiere Ekuadors im Wandel der Zeit (I. Teil)*, 8:112, 25 pl. Universidad Central, Quito.
- Spillmann, F. 1931. *Die Säugetiere Ekuadors im Wandel der Zeit (I. Teil)*. Universidad Central, Quito.
- Spillmann, F. 1938. Die fossilen Pferde Ekuadors der Gattung *Neohippus*. *Palaeobiologica*, 6:372-393.
- Spillmann, F. 1941. Ueber einen neuen hydrochoeren Riesennager aus dem Pleistozan von Ekuador. *Journal Geological Society of Japan, Tokyo*. 48:196-201.
- Spillmann, F. 1948. Beiträge zur Kenntnis eines neuen gravigraden Riesensteppentieres (*Eremotherium carolinense* gen. et sp. nov.), seines Lebensraumes und seiner Lebensweise. *Palaeobiologica*, 8:231-279.
- Suárez, L. 1985. *Hábitos alimenticios y distribución estacional del oso de anteojos, Tremarctos ornatus, en el páramo suroriental del volcán Antisana*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito.
- Suárez, L. y M. García. 1986. *Extinción de los animales en Ecuador*. Fundación Natura, Quito.
- Thomas, O. 1895. Descriptions of four small mammals from South America, including one belonging to the peculiar marsupial genus "*Hyracodon*". *Annals Magazine of Natural History*, 6:367-368.
- Thomas, O. 1900a. Description of new rodents from western South America. *Annals Magazine of Natural History*, 7:294-307.
- Thomas, O. 1900b. Descriptions of new Neotropical mammals. *Annals Magazine of Natural History*, 7:269-274.
- Thomas, O. 1901a. New species of *Saccoteryx*, *Sciurus*, *Rhipidomys*, and *Tatu* from South America. *Annals Magazine of Natural History*, 7:366-371.
- Thomas, O. 1901b. New South American *Sciuri*, *Heteromys*, *Cavia*, and *Caluromys*. *Annals Magazine of Natural History*, 2:192-196.
- Thomas, O. 1902. New forms of *Saimiri*, *Oryzomys*, *Phyllotis*, *Coendou*, and *Cyclopes*. *Annals Magazine of Natural History*, 7:246-250.
- Thomas, O. 1904. New *Callithrix*, *Midas*, *Felis*, *Rhipidomys*, and *Proechimys* from Brazil and Ecuador. *Annals Magazine of Natural History*, 7:188-196.
- Thomas, O. 1905. New Neotropical *Molossus*, *Conepatus*, *Nectomys*, *Proechimys*, and *Agouti*, with a note on the genus *Mesomys*. *Annals Magazine of Natural History*, 7:584-591.
- Thomas, O. 1906. A new aquatic genus of Muridae discovered by Consul L. Söderstrom in Ecuador. *Annals Magazine of Natural History*, 7:86-88.
- Timm, R.M., L. Albuja y B. Clauson. 1986. Ecology, distribution, harvest, and conservation of the Amazonian Manatee *Trichechus inunguis* in Ecuador. *Biotropica*, 18:150-156.

- Timm, R.M., L. Albuja y B. Clauson. 1989. Siona hunting techniques for the larger aquatic vertebrates in Amazonian Ecuador. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 24:1-7.
- Tirira, D. 2000. Gato andino (*Oncifelis colocolo*). Pp. 50-51, en: *Libro Rojo de los Mamíferos del Ecuador* (D. Tirira, ed.). Serie Libros Rojos del Ecuador, Tomo 1. SIMBIOE/ EcoCiencia/ Ministerio del Ambiente/UICN. Quito.
- Tirira, D. (ed.). 2001. *Mamíferos del Ecuador*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Tomes, R.F. 1856. On three genera of Vespertilionidae, *Furipterus*, *Natalus* and *Hyonycteris*, with the description of two new species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 2:172-181.
- Tomes, R.F. 1863. On a new genus and species of leaf-nosed bats in the Museum at Fort Pitt. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 6:81-84.
- Trillmich, F. 1984. Part 2. Natural history of the Galapagos fur seal (*Arctocephalus galapagoensis*, Heller). Pp. 215-223, en: *Galapagos* (R. Perry, ed.), Pergamon Press, Oxford.
- Ulloa, R. 1986. Primer registro de *Callicebus torquatus* (Cebidae, Platyrrhini) en Ecuador. *Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales*, 7:123-136.
- Ulloa, R. 1988. *Estudio sinecológico de los primates de la reserva de producción faunística Cuyabeno, Amazonía ecuatoriana*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito.
- Utreras, V. 1996. *Estimación de la abundancia, aspectos ecológicos y etológicos del delfín amazónico Inia geoffrensis (Cetacea: Iniidae) en el río Lagartococha, Amazonía ecuatoriana*. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Vickers, W. 1991. Hunting yield and game composition over ten years in an Amazon Indian Territory. Pp. 53-81, en: *Neotropical wildlife use and conservation* (J.G. Robinson y K.H. Redford, eds.), University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Voss, R.S. 1988. Systematics and ecology of Ichthyomyne rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 188:259-493.
- White, S. 1989. *Estudio técnico justificativo para la legislación de la vicuña y demás camélidos*. Informe a la Cooperación Técnica para el Desarrollo y Ayuda Humanitaria del Gobierno Suizo, Cuenca, Ecuador.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- WRI/UNEP/UNDP. 1990. *World Resources 1990-1991. A Guide to the Global Environment*. Oxford University Press, Nueva York.

MAMÍFEROS DE GUYANA

MARK D. ENGSTROM Y BURTON K. LIM

*Center for Biodiversity & Conservation Biology, Royal Ontario Museum,
100 Queen's Park, Toronto, Ontario, Canada, M5S 2C6*

INTRODUCCIÓN

Guyana se encuentra en la costa noreste de Sudamérica entre las latitudes 1 y 9° N, y los meridianos 56 y 62° O (Fig. 1). Comprende 215,000 km² y colinda con el Océano Atlántico en el norte, Venezuela en el oeste, Brasil en el sur, y Surinam en el este. Es atravesada por muchos ríos, de los cuales los principales, de oeste a este, son el Essequibo, Demerara, Berbice y Corentyne. La población aproximada es de 800,000, de los cuales el 90% habitan en la franja cultivada de la costa este. Los indígenas representan alrededor del 5% de la población (40,000); la mayoría de ellos habitan la región sur. Guyana fue colonizada originalmente por la Dutch West India Company en 1626 para fungir como puerto de comercio (Baker, 1900). Los ingleses se apropiaron de esta colonia en 1796 y, con excepción del año de 1802, la gobernaron como la Guyana Inglesa hasta 1966, cuando se independizó.

El clima es en general tropical cálido-húmedo. La información climatológica de Georgetown (en la costa) para los años de 1846 a 1938 indica que la temperatura media anual es de 26.7° C con una variación mensual de entre 26.1 y 27.2° C (Snyder, 1966). La precipitación total anual durante este período fue de 2,253 mm, con una época de lluvias principal entre mayo y julio y una secundaria de diciembre a enero. La precipitación mensual promedio varía de 76 mm en octubre a 302 mm en julio. Las regiones selváticas alejadas de la costa generalmente reciben mayores precipitaciones (> 2,500 mm; Snyder, 1966). Con base en casi 20 años (1904-1924) de información meteorológica proveniente de Kartabo, a 72 km de la costa, en la confluencia de los ríos Cuyuni y Mazaruni, la precipitación total anual era de 2,553 mm y la temperatura media anual en la sombra era 26.2° C (Beebe, 1925). En las sabanas la precipitación anual es menor pero fluctúa considerablemente entre sequías desde menos de 140 mm anuales a diluvios con más de 4,600 mm (Snyder, 1966). La precipitación media anual en St. Ignatius en la Sabana del Rupununi cerca de Brasil fue de 1,618 mm entre 1930 y 1965 (Frost, 1967). Hay una sola época de lluvias entre

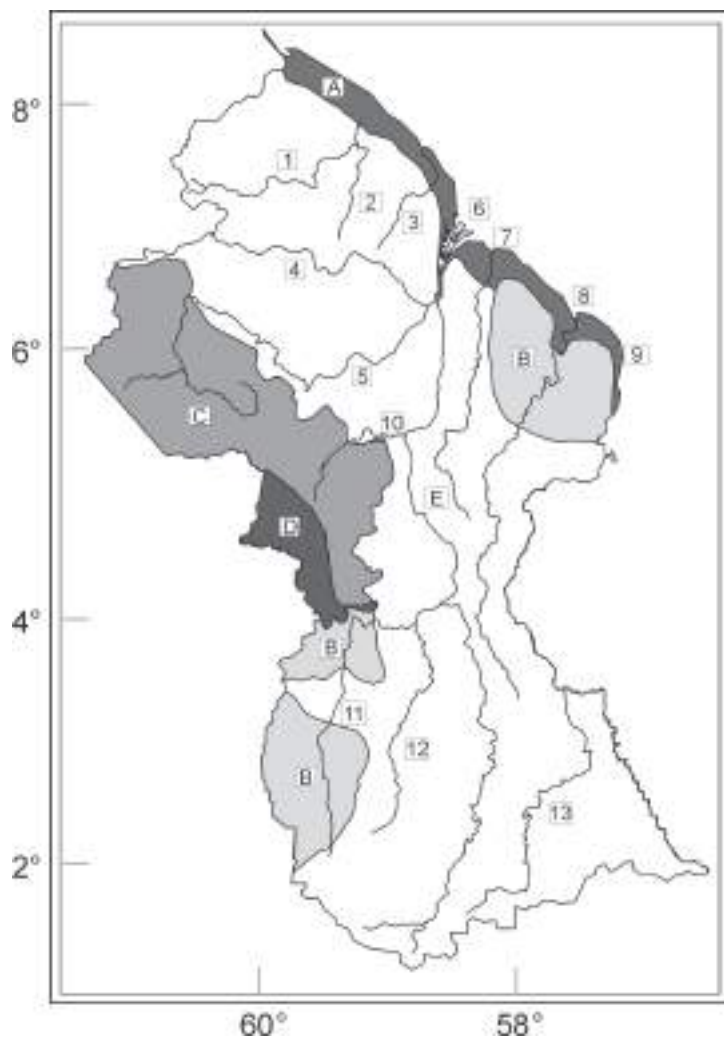


Figura 1. Principales rasgos topográficos y vegetación de Guyana. A) Las planicies costeras aluviales compuestas de manglar, pantanos y cultivos. B) La sabana de tierras bajas (< 150 msnm). C) Las partes cubiertas de selva de las Tierras Altas de Pakaraima arriba de los 150 msnm. D) La sabana de altura de "las Pakaraimas". E) La enorme región selvática del interior (generalmente por debajo de los 300 msnm). Los principales ríos son: 1) Barama, 2) Waini, 3) Pomeroon, 4) Cuyuni, 5) Mazaruni, 6) Essequibo, 7) Demerara, 8) Berbice, 9) Corentyne, 10) Potaro, 11) Rupununi, 12) Kwitaro, 13) New.

mayo y agosto, lo cual se atribuye a la disrupción de la Zona de Convergencia Intertropical por las Tierras Altas de Pakaraima en el norte (Frost, 1967).

Geológicamente, la región de las Guayanas yace sobre el antiguo Escudo Precámbrico granítico. Dentro de Guyana hay tres regiones topográficas principales (Fig. 1). La Franja Costera de tierras bajas que se extienden entre 15 y 65 km tierra adentro. Algunas zonas costeras se encuentran por debajo del nivel del mar donde se han construido diques para detener las fluctuaciones de las mareas. La tierra consiste principalmente de depósitos aluviales y arcillas (Schomburgk, 1840). Las Tierras Bajas del interior están compuestas por paisajes ondulados generalmente por debajo de los 300 msnm. Esta es la región topográfica más amplia ya que cubre más de la mitad del país. La altura se eleva gradualmente de norte a sur, y el contorno de los 150 msnm aparece en el tercio meridional del país. Las Tierras Altas de Pakaraima son una meseta en el oeste-centro de Guyana delimitada por un incremento abrupto de 150 a los 600 msnm, excepto en su orilla sur donde el aumento de altura es más gradual. Las Pakaraimas y las mesetas que se extienden a Brasil y Venezuela son famosas porque poseen varias montañas de faldas abruptas y cimas planas, llamadas mesas o tepuis, que se elevan de las selvas circundantes. El Monte Roraima de 2,772 msnm es el tepui más alto y forma el límite internacional entre Brasil, Venezuela y Guyana. La meseta es el límite de las cuencas del Essequibo en el norte, del Orinoco en el suroeste, y de las Amazonas en el sureste. Existen dos rasgos topográficos secundarios. Las tierras altas meridionales de las Montañas Acari forman el límite entre Guyana y Brasil. Esta cordillera se eleva de 300 a 850 msnm y separa las cuencas de los ríos Essequibo y Corentyne (al norte) y Amazonas (al sur). Las selváticas Montañas Kanuku son afloramientos graníticos que se elevan abruptamente a una altura de alrededor de 920 msnm y separan al Rupununi en sabanas del norte y del sur.

Vegetación

Guyana puede dividirse en tres tipos principales de vegetación (Huber *et al.*, 1995). La planicie costera originalmente comprendía manglares y selvas de pantano; estos tipos de vegetación todavía existen en el noroeste (Fig. 1). En la costa este se construyeron diques, desde la colonización holandesa original, y la tierra antes inundada fue empleada para el cultivo de caña de azúcar y arroz. Las selvas del interior cubren alrededor del 80% del país. Estas selvas se pueden dividir en las selvas típicas no inundables, las selvas de montaña, que incluyen las de las tierras altas de Pakaraima, las Montañas Kanuku y Acari y otras, más pequeñas, periféricas,

las selvas sobre arena blanca, las cuales se concentran en una franja entre las tierras altas de Pakaraima y las sabanas del noreste, y las selvas riparias, incluyendo aquellas de las sabanas y las selvas inundables de las orillas de ríos. Finalmente, existen dos regiones principales de sabana en Guyana; la Sabana del Rupununi, del suroeste, es la mayor y la Sabana Berbice sobre arena blanca se encuentra en el noreste. Manchones más pequeños de sabana se localizan intercalados en las tierras altas de Pakaraima.

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOLÓGICO

La mayor parte de la fase post-Linneana de descubrimientos biológicos en el Neotrópico (1758 a 1807) se dió en el noreste de Sudamérica, particularmente en Brasil, Surinam y la Guyana Francesa (Baker, 1991). En este período hubo pocas expediciones científicas a Guyana. En esta etapa, el conocimiento sobre los mamíferos deriva de relatos anecdóticos de los naturalistas como Charles Waterton entre 1812 y 1824 (Matthews, 1973), el botánico Richard Schomburgk de 1840 a 1844 (Roth, 1922, 1923) y el antropólogo Everard F. Im Thurn (1883). El primer artículo publicado sobre murciélagos en Guyana basado en ejemplares colectados fue el de Mr. John J. Quelch (1892) quien registró 14 especies, identificadas por Oldfield Thomas del Museo Británico. Quelch estaba asociado con la Sociedad Real Agrícola y Comercial de la Guyana Británica y fue curador del Museo de la Guyana Británica de 1886 a 1900 (Snyder, 1966). Ninguna especie de mamífero reconocida actualmente fue descrita de Guyana hasta 1893, cuando un médico que vivía cerca de New Amsterdam, Charles G. Young (1896), colectó 22 especies de murciélagos de la zona del Berbice, los cuales posteriormente fueron identificados por el Dr. F. A. Jentink del Museo Leyden. Esta colección incluía el vampiro de alas blancas (*Diaemus youngi*), el cual se describió y nombró en honor a su colector (Jentink, 1893).

La primera documentación exhaustiva de la diversidad de mamíferos en Guyana la inició Mr. Frederick V. McConnell quien vivió en la Guyana Inglesa alrededor de 1900 y era un naturalista interesado principalmente en la ornitología. Financió varias expediciones a diferentes partes de Guyana y en las que se colectaron mamíferos entre 1900 y 1913 que fueron depositados en el Museo Británico (Thomas, 1901, 1910, 1911, 1913, 1914a, 1914b, 1917). McConnell contrató a varios colectores incluyendo a Mr. Quelch, Mr. Cozier, y a indígenas locales. Estas expediciones resultaron en las primeras colectas científicas importantes de mamíferos de Guyana y en la descripción de cinco especies nuevas que todavía se

reconocen (*Phyllostomus latifolius*, *Mesophylla macconnelli*, *Eumops maurus*, *Oryzomys macconnelli* y *Rhipidomys nitela*).

La segunda fase de investigación sobre mamíferos de Guyana fue de 1916 a 1924 cuando la Sociedad Zoológica de Nueva York estableció la Estación de Investigación Tropical de la Guyana Inglesa en Kartabo, con el Dr. William Beebe como su Director (Osborn, 1925). Esta estación biológica se encontraba en la confluencia de los ríos Cuyuni y Mazaruni alrededor de 10 km río arriba del Essequibo. La investigación se enfocaba principalmente en la colecta de ejemplares zoológicos y el registro de información ecológica. Kartabo fue el primer sitio en Guyana en que los mamíferos, con excepción de los murciélagos, fueron estudiados intensivamente a lo largo de mucho tiempo. Los murciélagos no eran colectados activamente. Se registraron 60 especies en la región de Kartabo (Anthony, 1921a; Beebe, 1925; Voss y Emmons, 1996), incluyendo una nueva especie de rata arrocera arborícola (*Oecomys rutilus*; Anthony, 1921b).

La tercera fase del estudio de mamíferos de Guyana comenzó en 1961 cuando el Dr. Randolph L. Peterson del Museo Real de Ontario (ROM) inició un programa de colecta a largo plazo. Después de su expedición inicial, el Dr. Peterson contrató a varios colectores locales para que obtuvieran ejemplares de mamíferos con regularidad de 1963 a 1975. La mayor parte de estos ejemplares se colectaron en las sabanas del Rupununi, las selvas adyacentes de la Montañas Kanuku y cerca del río Kwitaro por Stanley E. Brock y Jerome Marques en el Rancho Dadanawa. Se documentaron aproximadamente 168 especies, haciendo de ésta la colección más exhaustiva de mamíferos de Guyana. Desafortunadamente, nunca se ha publicado un resumen de este trabajo aunque varios artículos de sistemática y taxonomía resultaron de estas colectas (Peterson, 1965a, 1965b, 1972), incluyendo la descripción de una nueva especie de murciélago de orejas amarillas (*Vampyressa brocki*; Peterson, 1968).

El cuarto, y actual periodo del estudio de la biodiversidad de mamíferos en Guyana comenzó en 1990, cuando retomamos el trabajo de campo del proyecto del ROM para inventariar las partes inexploradas del país y completar el estudio comenzado por Peterson. Nuestro énfasis es en el estudio de mamíferos pequeños, particularmente en las regiones inexploradas del país, y hemos documentado nueve especies por primera vez en Guyana (Lim *et al.*, 2000a, 2000b; Lim y Engstrom, 2001; Smith y Kerry, 1996).

DIVERSIDAD DE ESPECIES

Los mamíferos de Guyana pertenecen a la fauna guianense que también se encuentra en Surinam, la Guyana Francesa y partes adyacentes de Venezuela y Brasil (Tate, 1939). Esta fauna es parecida sobre todo a la de otras regiones de la Amazonía oriental (Engstrom y Lim, 1999; Simmons y Voss, 1998; Wilson y Reeder, 1993). Se han documentado 226 especies de mamíferos (Apéndice 1). Potencialmente ocurren otras 21 especies, basándose en sus distribuciones globales (Apéndice 2). Taxonómicamente, las 226 especies pertenecen a 10 órdenes, 36 familias y 130 géneros.

Como es típico en el Neotrópico (Voss y Emmons, 1996), los murciélagos de Guyana pertenecen al orden más rico en especies, con más de la mitad de las especies (122 especies, 52 géneros, 9 familias), seguidos por los roedores (Fig. 2). Juntos, estos dos órdenes abarcan más de dos terceras partes de las especies de mamíferos del país. Existen 17 especies de carnívoros (7.5%). Los marsupiales están representadas por 15 especies (6.6%). El resto de la mastofauna comprende a xenartros, primates, artiodáctilos, cetáceos, sirenios y perisodáctilos. El número promedio de especies por género es muy bajo (< 2), con 82 géneros representados únicamente por una especie (36%). Los géneros con mayor número de especies son los murciélagos *Myotis* (10 spp), *Artibeus* (8 spp), *Eumops* (6 spp) y *Tonatia* (5 spp) y las ratas arborícolas *Oecomys* (7 spp). Sin embargo, Simmons y Voss (1998) dividieron *Myotis* en cinco géneros. En Guyana, el número promedio de especies por familia es seis, y 12 familias están representadas por una sola especie (5.3%). Las familias con más especies son Phyllostomidae (65), Molossidae (23), Muridae (24), Emballonuridae (15) y Didelphidae (13).

Masa corporal

La mayoría de los mamíferos de Guyana son especies pequeñas. La categoría más pequeña (masa corporal < 10 g) cuenta con el 20.8% de las especies (Fig. 3) y todos son murciélagos (Apéndice 1). La siguiente categoría (entre 10 y 100 g) cuenta con el mayor número de especies (43.8%) es el que sigue e incluye el resto de los murciélagos, algunas zarigüeyas, algunos roedores mурidos y la ardilla pigmea. La tercera categoría, 100 a 1,000 g, cuenta con el 12.4% de las especies e incluye algunas zarigüeyas, el hormiguero pigmeo, dos primates, la ardilla de Guyana, varios roedores mурidos, un cavimorfo y los roedores equimidos. Los mamíferos medianos de entre 1 y 10 kg representan el 13.7% de las especies e incluyen dos

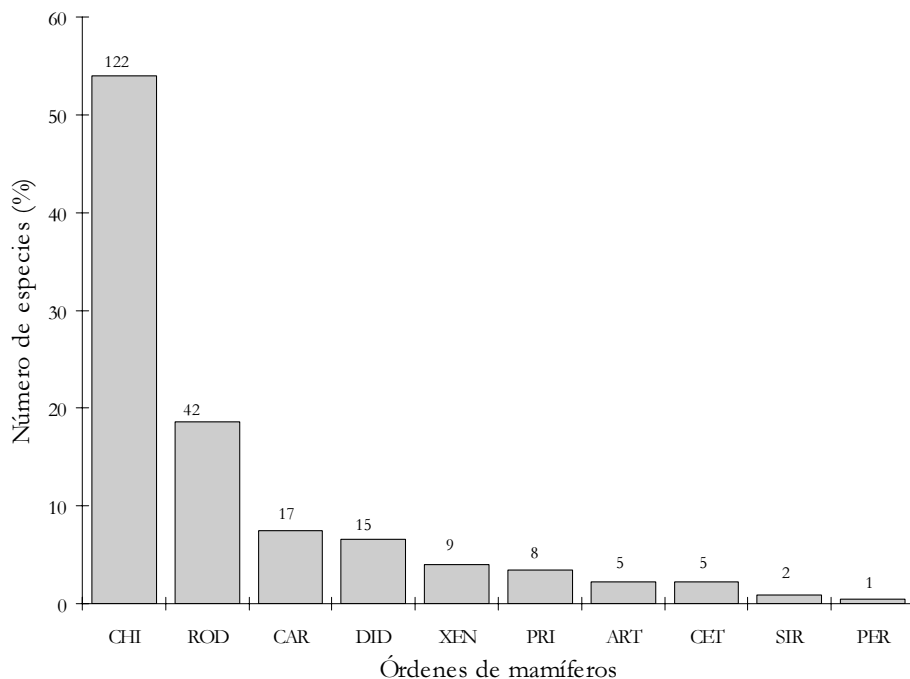


Figura 2. La distribución de frecuencias de la diversidad de especies en cada orden de mamíferos de Guyana. El número de especies se indican arriba de cada barra. CHI: Chiroptera, ROD: Rodentia, CAR: Carnivora, DID: Didelphimorphia, XEN: Xenarthra, PRI: Primates, ART: Artiodactyla, CET: Cetacea, SIR: Sirenia, PER: Perissodactyla.

zarigüeyas mayores, los perezosos, la mayoría de los armadillos, el tamandúa, varios primates, los cánidos, la mitad de los felinos, dos mustélidos, los prociénidos, los puercoespines, los agutís y la paca. La categoría de tamaño de entre 10 y 100 kg representa el 7.1% de las especies e incluye el armadillo gigante, el hormiguero gigante, varios felinos, las nutrias, tres cetáceos, los pecaríes, los venados y el capibara. Los mamíferos más grandes (> 100 kg) son el 2.2% de las especies e incluyen dos cetáceos, los manatíes y el tapir.

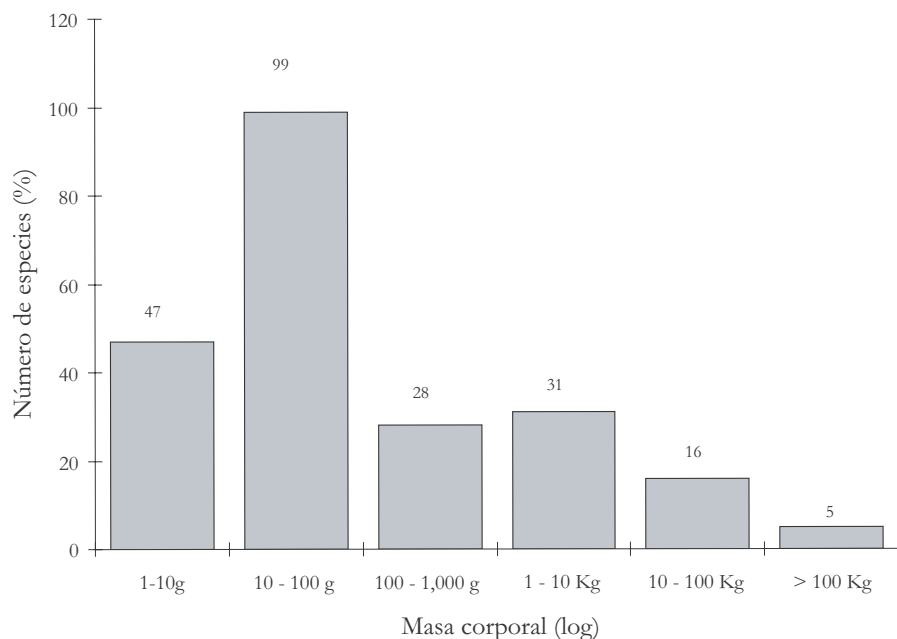


Figura 3. La distribución de frecuencias de la diversidad de especies en cada categoría de logaritmo de la masa corporal (en gramos). El número de especies se indican arriba de cada barra.

Categorías tróficas

Los mamíferos de Guyana se clasificaron en ocho categorías tróficas generales con base en su recurso alimenticio principal (Emmons y Feer, 1997; M. Engstrom y B. Lim, obs. pers.). Muchos mamíferos utilizan recursos alimenticios diferentes dependiendo de factores como restricciones temporales y espaciales. Para los propósitos de esta obra, se seleccionó subjetivamente la categoría más apropiada para cada especie. Los insectívoros (84 especies; 39.4%) son el grupo más grande en Guyana (Fig. 4) y están representados por marsupiales, armadillos, hormigueros, murciélagos, el mono ardilla, y dos roedores sigmodontinos (Apéndice 1). Los frugívoros (50; 22.1%) son el segundo grupo más diverso e incluye marsupiales,

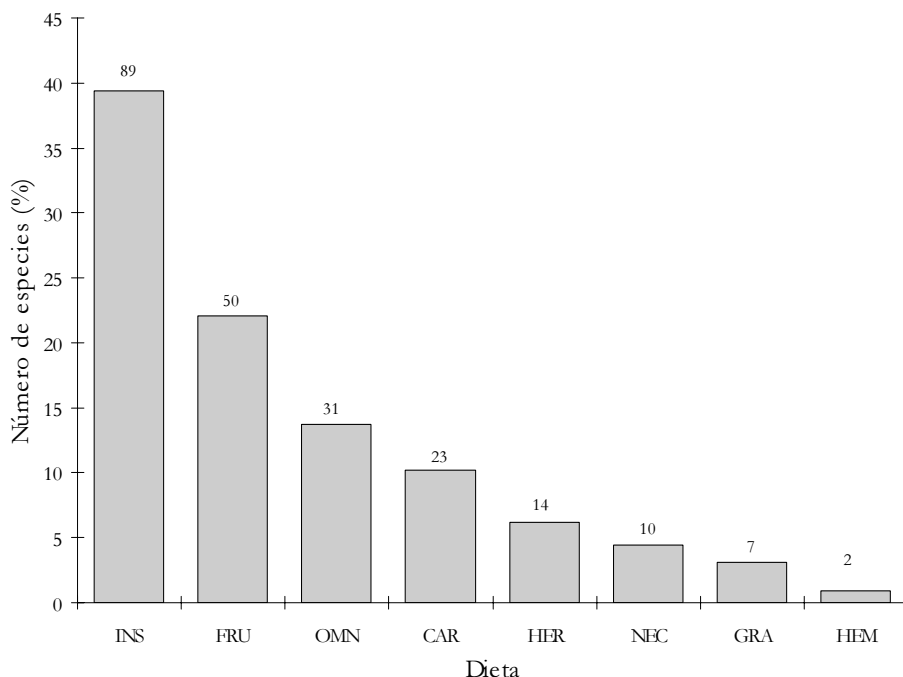


Figura 4. La distribución de frecuencias de la diversidad de especies en cada categoría trófica. El número de especies se indican arriba de cada barra. INS = Insectívoros; FRU = Frugívoros; OMN = Omnívoros; CAR = Carnívoros; HER = Herbívoros; NEC = Nectarívoros; GRA = Granívoros; HEM = Hematófagos.

murciélagos, algunos primates, el olingo, los pecaríes, la ardilla enana y otros roedores. Los omnívoros (31; 13.7%) incluyen a la mayoría de las zarigüeyas, murciélagos, monos capuchinos, prociónidos, varias especies de ratas y los puercoespines. Los carnívoros (10.2%) comprenden a algunas zarigüeyas, el murciélago pescador, los falsos vampiros, todos los carnívoros con excepción de los prociónidos y cuatro cetáceos. Los herbívoros (6.2%) incluyen a los perezosos, el mono aullador, los manatíes, el tapir, los venados, el ratón de Roraima (cuya dieta es pobremente conocida), otros roedores y el capibara. Los nectarívoros se componen únicamente de los murciélagos nectarívoros (12; 4.4%). Los granívoros (7; 3.1%) incluyen al mono saki de barbas cafés, la ardilla de Guyana y las ratas

espinosas. La categoría de los hematófagos está compuesta de las dos especies de vampiros (2; 0.9%).

Nicho espacial y temporal

El nicho espacial se refiere a los hábitats principales que las especies tienden a utilizar más frecuentemente. Los murciélagos son los únicos mamíferos que pueden volar y constituyen la categoría más rica en especies (122 especies; 54%; Apéndice 1; Fig. 5). Los mamíferos terrestres son 43 especies (19%) incluyendo dos zarigüeyas, los armadillos, el hormiguero gigante, los cánidos, la mayoría de los felinos, el mapache cangrejero, el tapir, los pecaríes, los venados, la mitad de los roedores múridos, los agutís, la paca y las ratas espinosas. Las especies arborícolas son 34 (15%) e incluyen zarigüeyas, perezosos, hormiguero pigmeo, primates, carnívoros y roedores. Los mamíferos semiarborícolas consisten de 14 especies (6.2%) que incluyen algunas zarigüeyas, el tamandúa, el margay, los mustélidos, el coatí y la ardilla de Guyana. Siete especies son acuáticas (3.1%) e incluyen los cetáceos y manatíes, y seis especies son semiacuáticas (2.7%) como la zarigüeya de agua, nutrias y otros roedores.

Originalmente los mamíferos eran nocturnos y como es de esperarse este patrón de actividad es el que caracteriza al grupo más grande de especies (182 especies; 80.5%; Apéndice 1; Fig. 6), como zarigüeyas (excepto una), los murciélagos y los roedores equímidos. Veinticuatro especies (10.6%) son diurnas incluyendo los primates, la nutria gigante y los agutís. Veinte especies de mamíferos (8.8%) tienen actividad tanto de noche como de día.

Tamaño de camada

La mayoría de los mamíferos de Guyana (156 especies; 69%) tienen en promedio una sola cría por camada (Fig. 7; Apéndice 1). Menos especies tienen camadas con dos o más crías y el número de especies disminuye conforme aumenta el número de crías. Las especies con dos crías (23; 10.5%) incluyen a especies como la mayoría de los felinos, la nutria de río, los pecaríes y la ardilla pigmea. Especies como el puma, la nutria gigante, el coatí, el mapache cangrejero y la ardilla de Guyana tienen tres crías (17; 7.8%). Algunas zarigüeyas, el armadillo y algunos roedores múridos tienen cuatro crías (14; 6.4%). La zorra cangrejera, algunos roedores múridos y el capibara tienen cinco crías (9; 4.1%). Finalmente, otras especies tienen seis o más crías (3.1%).

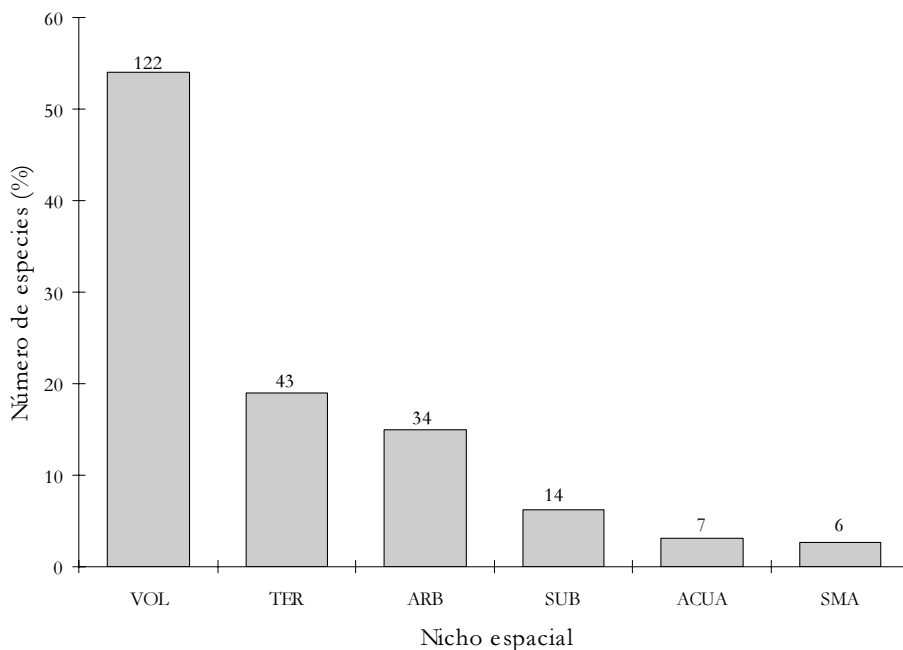


Figura 5. La distribución de frecuencias de la diversidad de especies en cada categoría de nicho espacial. El número de especies se indican arriba de cada barra. VOL = Voladoras; TER = Terrestres; ARB = Arborícolas; SUB = Subterráneas; ACU = Acuáticas; SMA = Semiacuáticas.

Abundancia relativa

A los mamíferos de Guyana los clasificamos en seis categorías de abundancia. Siempre que fue posible, nos basamos en información de campo y en frecuencias relativas de captura u observación. Por ejemplo, las estimaciones de abundancias relativas para los roedores y los murciélagos se basan principalmente en tasas de captura de nuestro trabajo de campo o en colecciones. Estas son aproximaciones, probablemente con un amplio margen de error. La abundancia verdadera de algunas especies, particularmente de mamíferos nocturnos de mediana talla, por lo general puede estar subestimada, mientras que las de algunas especies de fácil observación o captura puede ser sobreestimada. En orden ascendente de abundan-

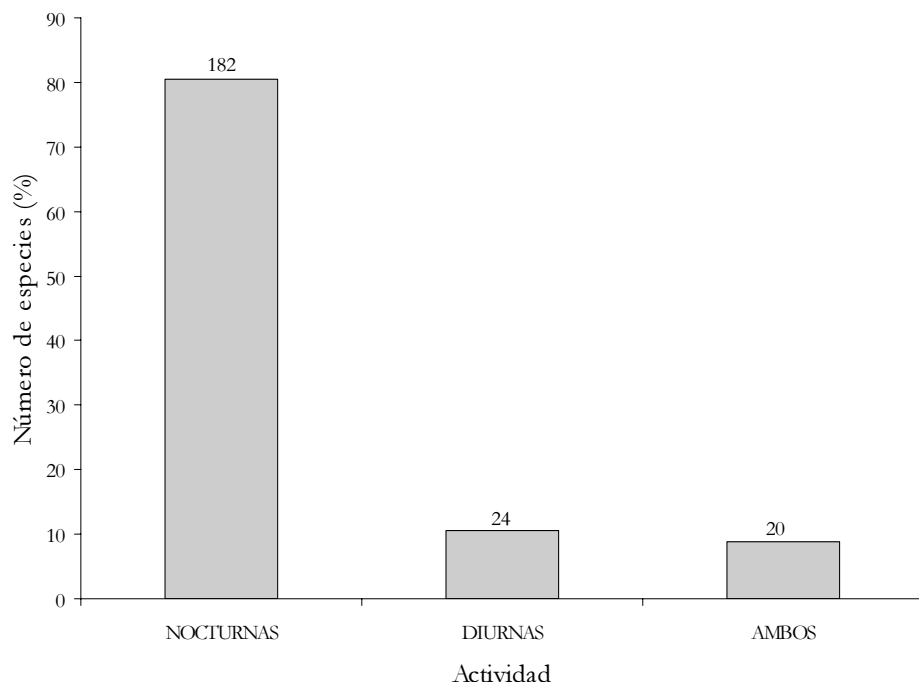


Figura 6. La distribución de frecuencias de la diversidad de especies por horario de actividad. El número de especies se indican arriba de cada barra.

cia, los mamíferos raros (59 especies; 26.1%; Fig. 8) incluyen como ejemplo a zarigüeyas, el armadillo gigante, el hormiguero gigante y algunos murciélagos (Apéndice 1). Los mamíferos poco comunes, el grupo con más especies (59 especies; 26.1%), incluye a zarigüeyas, los armadillos de cola desnuda, dos hormigueros, algunos murciélagos, los monos saki y la mayoría de los felinos. Los mamíferos localmente comunes (56 especies; 24.8%) incluyen especies como zarigüeyas, los perezosos, un armadillo, algunos murciélagos, dos primates, el ocelote, el coatí, el tapir, los pecaríes y el venado cola blanca. Los mamíferos comunes (33 especies; 14.6%) incluyen dos zarigüeyas, el murciélago pescador, la tayra y otras especies. Los mamíferos muy comunes (17 especies; 7.5%) incluyen algunos murciélagos, la mangosta, el delfín y tres roedores. Todas las especies en el

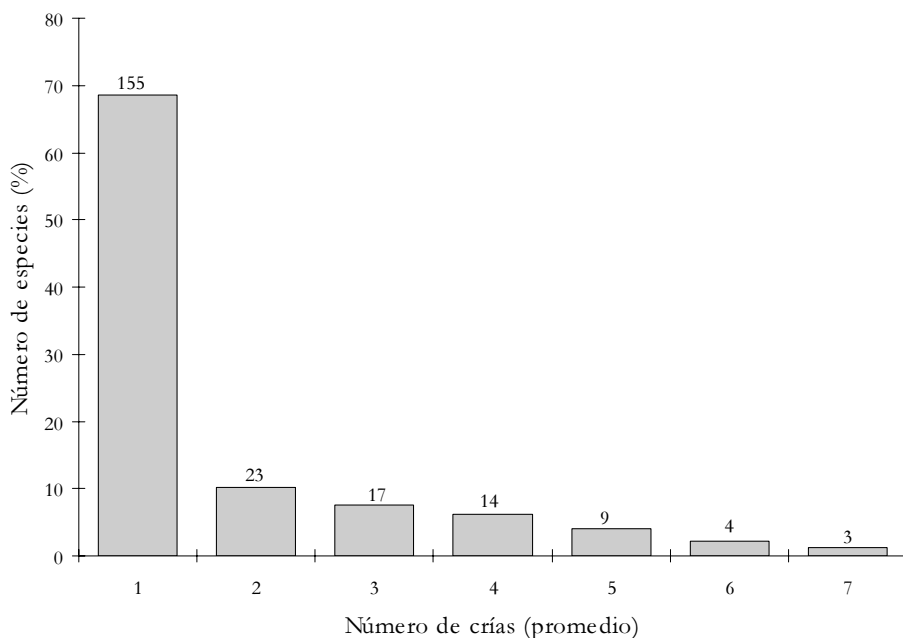


Figura 7. La distribución de frecuencias de la diversidad de especies en cada categoría de número de crías por camada. El número de especies se indica arriba de cada barra.

grupo final, el de los mamíferos abundantes (4 especies; 1.7%) son murciélagos; este grupo incluye a tres especies de frugívoros grandes.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

A pesar de que se carece de información exhaustiva de algunas partes de Guyana como las tierras altas de Pakaraima y el triángulo del Nuevo Río, con base en el trabajo de campo y en información de Surinam (Husson, 1978) y Venezuela (Handley, 1976) parece que la mayoría de las especies (76.1%) se encuentran distribuidas en toda Guyana (Apéndice 1; Fig. 9). No hay mamíferos endémicos a Guyana, aunque el ratón de Roraima (*Podoxymys roraimae* Anthony, 1929) se ha encontrado sólo en la meseta del Monte Roraima, en la frontera que comparten

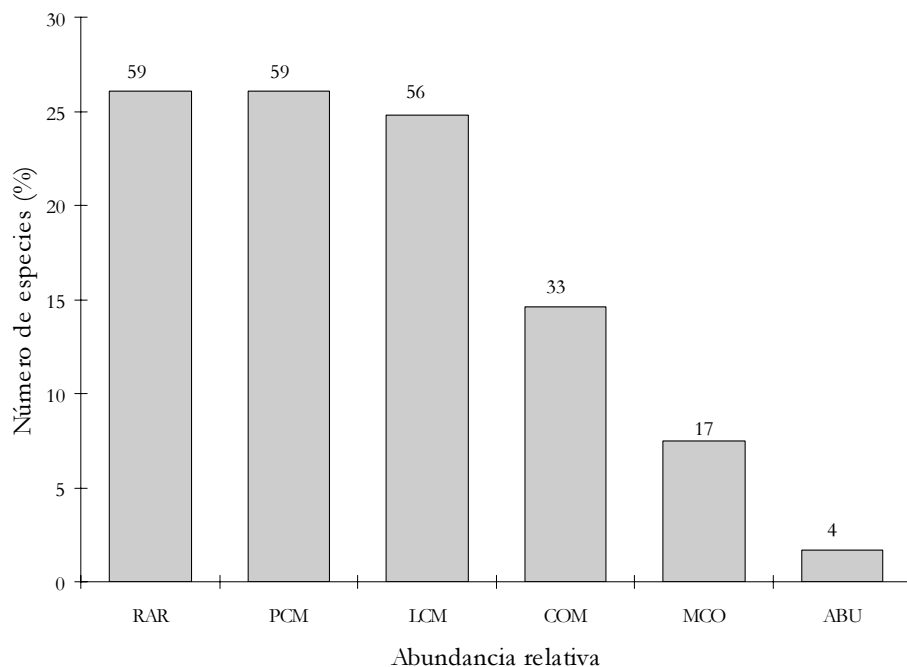


Figura 8. La distribución de frecuencias de la diversidad de especies en cada categoría de abundancia relativa. El número de especies se indica arriba de cada barra. RAR: Rara; PCM: Poco Común; LCM: Localmente Común; COM: Común; MCO: Muy Común; ABU: Abundante.

Guyana, Venezuela y Brasil. Engstrom y Lim (1999) calcularon que de 162 a 186 especies de mamíferos se encuentran en la Reserva Iwokrama en el centro de Guyana. De esta manera, esta zona probablemente incluye del 72 al 82% de los mamíferos de Guyana. La composición de especies de Guyana es muy parecida a la de otras partes de la región guianense (Engstrom y Lim, 1999) y del oriente de la cuenca amazónica, aunque la diversidad generalmente es menor que la de esta última (Simmons y Voss, 1998).

Dentro de Guyana se pueden identificar tres regiones zoogeográficas terrestres con base en criterios de distribución, topografía y vegetación. La región más grande es la conformada por las selvas típicas de tierras bajas (< 150 m); abarca la mayor parte del

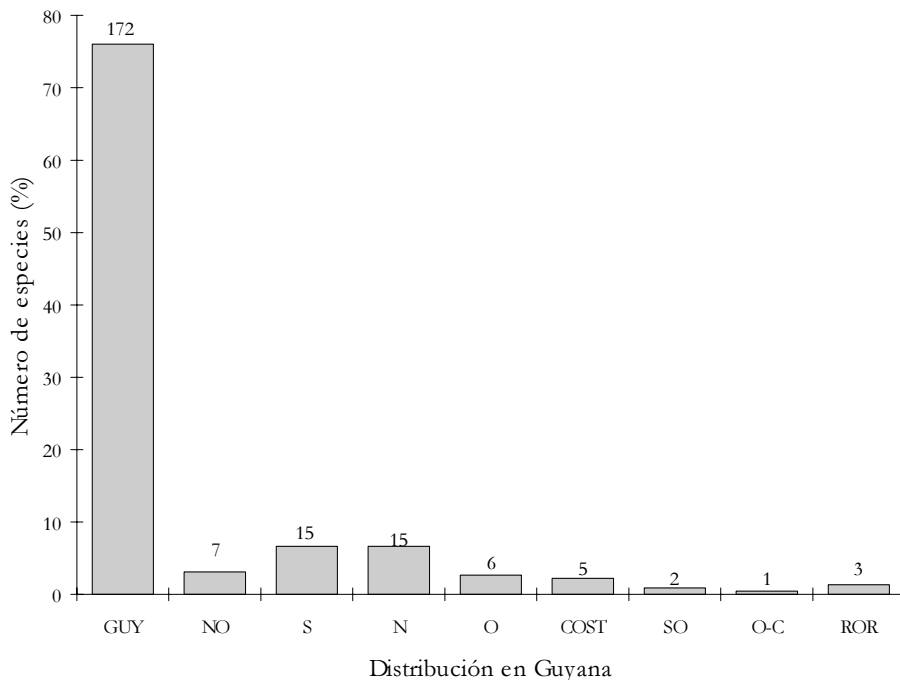


Figura 9. La distribución de frecuencias de la diversidad de especies en cada categoría de área de distribución GU = Guyana; NO = Noroeste; SU = Sur; NR = Norte; OE = Oeste; CO = Costa; SO = Suroeste; OC = Oeste Central; RO = Roraima).

país y alberga a la mayoría de las especies de mamíferos (95%). Las otras dos regiones zoogeográficas son la de las selvas de tierras altas (> 150 m) en el oeste-centro y las sabanas del Rupununi en el suroeste y el Berbice en el noreste (Fig. 1).

En Guyana se conocen cinco especies de mamíferos únicamente de la tierras altas de Pakaraima que incluyen a los murciélagos *Anoura latidens* y *Platyrrhinus aurarius* y los roedores *Podoxymys roraimae*, *Rhipidomys macconnelli* y *Proechimys hoplomysoides*. Los murciélagos son registros nuevos para el país (Lim y Engstrom, 2001) y se conocen de un sólo ejemplar cada uno. Los tres roedores se conocen en Guyana únicamente del Monte Roraima. No se ha hecho suficiente trabajo de inventario en las Pakaraimas para evaluar con precisión cuáles especies ocurren allí.

Los mamíferos que se encuentran casi exclusivamente en las sabanas de Guyana incluyen *Lutreolina crassicaudata*, *Sigmodon alstoni*, *Zygodontomys brevicauda*, *Cavia aperea*, *Glossophaga longirostris*, *Cerdocyon thous* y *Odocoileus virginianus*. Las dos últimas en general no se restringen a los ambientes abiertos (Voss, 1991), pero en Guyana se asocian frecuentemente con las sabanas. *Glossophaga longirostris* también se encuentra en los bordes de selvas adyacentes a las sabanas pero no en el interior de las selvas. *Lutreolina crassicaudata* se conoce en Guyana únicamente de la localidad tipo de *L. c. turneri* (Günther, 1879). Este sitio se encuentra cerca de Better Hope en Demerara, en donde existen sólo ambientes costeros cultivados y no sabana. Información ecológica de otras regiones sugiere que esta especie se encuentra principalmente en ambientes abiertos (Voss, 1991).

CONSERVACIÓN

Existen dos organizaciones internacionales que han monitoreado a escala global el estado de conservación de las especies que potencialmente están amenazadas. La Convención sobre el Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora Silvestres (CITES, por sus siglas en inglés) monitorea y regula el comercio de especies que se encuentran amenazadas y trata de evitar que el comercio internacional ponga a otras especies en peligro de extinción. La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, por sus siglas en inglés) publica la “Lista Roja de Especies Amenazadas” en la que se calcula el grado relativo de peligro de extinción para cada especie amenazada. A nivel regional, la mayoría de los países han establecido su propia legislación específica en lo referente a la conservación (ver otros capítulos de este libro). Guyana es miembro de CITES pero no posee una legislación específica referente a las especies amenazadas. Sin embargo, existe el Reglamento de Pesquerías (Control de Manatíes) de 1961, que impide capturar manatíes sin licencia (Bertram, 1963). La Agencia de Protección del Ambiente de Guyana regula la investigación científica y comercial sobre la biodiversidad.

De las 226 especies de mamíferos que actualmente se conocen en el país, CITES enlista 29 (12.8%), 12 en el Apéndice I y 17 en el Apéndice II (Apéndice 1). Estas especies incluyen el armadillo gigante, el hormiguero gigante, los primates, los cánidos, los felinos, las nutrias, cuatro cetáceos, los manatíes, el tapir y los pecaríes. Las especies de CITES en general son mamíferos grandes y conspicuos empleados en el comercio por sus pieles, su carne o como mascotas. Debido a este sesgo hacia animales que frecuentemente se emplean en el comercio, las estrategias de conservación deben considerar otras especies además de las enlistadas por

CITES. Existen 29 especies de Guyana clasificadas como amenazadas por la UICN, de las cuales dos se clasifican como En Peligro de Extinción, el armadillo gigante y el ratón acuático. Nueve especies se clasifican como Vulnerables, 16 como En Riesgo Menor, y dos como Carentes de Información (Apéndice 1). Doce especies se encuentran en ambas listas: el armadillo gigante, hormiguero gigante, perro, la oncilla, el jaguar, la nutria gigante, delfín de río, delfín del Amazonas, la ballena, los manatíes y el tapir.

Para clasificar a los mamíferos de acuerdo con su vulnerabilidad al impacto del Hombre y con su estado de conservación en Guyana, contemplamos varios aspectos de su historia de vida, evolución y distribución así como su estado de conservación global de acuerdo con CITES y la UICN. Esta información proporciona primero un resumen general de la diversidad ecológica de los mamíferos de Guyana y en segundo término se emplea para describir el estado de conservación probable de cada especie. Éste representa el primer intento de asignar prioridades de conservación para las especies de mamíferos de este país y de identificar taxones que requieren de mayores estudios y/o monitoreo. Muchas de estas especies son pobremente conocidas y hemos tenido que suponer cuál es el probable estado de conservación de algunas especies debido a la carencia de información.

Este es el primer intento de evaluar el estado de conservación de todos los mamíferos de Guyana. Las especies enumeradas por CITES o la UICN son candidatos obvios para estrategias de conservación y monitoreo. Algunas especies que en Guyana son vulnerables y tienen distribuciones muy restringidas o abundancias muy bajas, a menudo no se encuentran en estas listas, particularmente mamíferos pequeños. Empleando los análisis mencionados en la sección 2, tratamos de clasificar a las características biológicas de las especies (Apéndice 1) con base en las probables correlaciones de estos factores con la vulnerabilidad. De tal manera, les asignamos valores de seis (mayor susceptibilidad a ser extirpadas) a cero (mayor resiliencia).

La masa corporal generalmente se correlaciona con parámetros de la historia de vida (Calder, 1984). Por ejemplo, masas mayores se correlacionan con períodos de gestación mayores, menor número de crías por camada y densidades poblacionales menores. Además, la intensidad de cacería en parte se correlaciona con la masa corporal. Los valores más bajos (1) los asignamos a los mamíferos menores (< 10 g), y los más altos (6) a las especies en la mayor categoría de masa corporal (> 100 kg) de acuerdo con una escala logarítmica. Se les asignaron valores a las categorías tróficas con base en la probabilidad de efectos directos causados por la pérdida de hábitat (v.g., la deforestación). Guyana posee algunos de los manchones más

grandes de selva prístina de Sudamérica pero la explotación no renovable de estos recursos, tal como la tala extensiva, amenaza a algunas especies. Les asignamos valores mayores a los mamíferos que dependen de las selvas y a las especies con dietas más especializadas. Por ejemplo a los murciélagos que requieren néctar de las flores les asignamos 6 puntos. Los frugívoros recibieron valores de 5 porque su alimento está restringido espacial y temporalmente. A los granívoros se les asignó un valor de 4 porque las semillas están disponibles por más tiempo que las flores y los frutos. Se les asignaron valores de 3 a los herbívoros porque la disponibilidad de la vegetación es más o menos constante comparada con la disponibilidad de flores, frutas o semillas. A los carnívoros y a los hematófagos se les asignaron valores de 2 porque los vertebrados de los que se alimentan generalmente son menos abundantes que los insectos, y se les asignaron valores de 1 a los insectívoros. Los omnívoros tienen las dietas más flexibles y se les asignaron valores de cero. Al nicho espacial se le asignó valores basados en el impacto que tendría la pérdida o la degradación del hábitat. Con respecto a la deforestación, la amenaza más probable, se les asignaron los valores más altos (6) a los mamíferos arborícolas por los efectos directos de la deforestación. A los mamíferos acuáticos se les asignaron valores de 5 porque su hábitat, aunque más permanente, es limitado y es susceptible a ser degradado por la contaminación y la construcción de presas. A los mamíferos terrestres se les asignaron valores de 4 porque su hábitat espacial es más generalizado que el de los mamíferos arborícolas o acuáticos. Las demás categorías de nicho espacial aparentemente son más plásticas y se les asignaron valores menores porque las especies potencialmente se adaptan a los cambios ambientales con mayor facilidad. Estas categorizaciones en base al nicho espacial en muchos casos producen generalizaciones imprecisas. Por ejemplo, algunos murciélagos, tales como las especies carnívoras de la subfamilia Phyllostominae son mucho más vulnerables a perturbaciones de hábitats boscosos que otros murciélagos como los frugívoros de la subfamilia Carollinae (Fenton *et al.*, 1992; Simmons y Voss, 1998).

Los mamíferos que están activos durante el día tienen mayor probabilidad de entrar en contacto con los humanos, particularmente en Guyana donde prácticamente no se ponen trampas para mamíferos nocturnos. Desde la perspectiva de la cacería, el comercio de mascotas o la interferencia directa, las especies diurnas son más susceptibles a ser capturadas o cazadas y se les asignaron los valores más altos (6). A los mamíferos nocturnos se les asignaron los valores más bajos (2). A las especies activas tanto de día como de noche se les asignaron valores intermedios (4).

Los valores asignados para número de crías por camada aumentan de 1 a 6; el 6 corresponde a especies con 6 o más crías por camada. El recambio poblacional

es típicamente más rápido en las especies de mayor fecundidad y a éstas se les asignaron los valores menores mientras que a las especies con una sola cría por camada se les asignaron los valores mayores. Al asignar prioridades para la conservación es necesario considerar la unicidad taxonómica de las especies. A nivel de especies puede ser más importante conservar representantes de los clados mayores, y a nivel de comunidad o biogeográfico puede ser más importante escoger las áreas o los ambientes con el mayor endemismo. En nuestro estudio a nivel de especies, asignamos valores de unicidad taxonómica siguiendo un sistema jerárquico que se basa en el número de especies de los órdenes y las familias. Asignamos valores de 1 a 3 a cada taxón (Apéndice 1): los taxa con mayor número de especies tienen los valores menores y viceversa. Los valores al nivel de orden son los siguientes: murciélagos 0, roedores 1, carnívoros, zarigüeyas, xenarthra y primates 2, y ungulados, cetáceos y sirenios 3. Al nivel de familias, los valores son: murciélagos filostómidos (0), roedores múridos y murciélagos molósidos (1), murciélagos embalonúridos y didélfidos (2), y todas las demás familias (3). Se consideró la unicidad taxonómica como la suma de los valores del orden y la familia. Por ejemplo, el tapir (*Tapirus terrestris*) recibió el valor más alto (6) porque es la única especie de su orden y de su familia en Guyana. El murciélago *Artibeus lituratus* recibió el valor menor (0) porque en Guyana el orden Chiroptera contiene 117 especies y la familia Phyllostomidae contiene 65 especies. Desde este punto de vista el tapir está taxonómicamente más aislado en Guyana que dicho murciélago.

La abundancia relativa de las especies se basa en nuestros estudios en Guyana suplementados con información contenida en Emmons y Feer (1997). Nos basamos en el supuesto de que mientras mayor sea la densidad de una especie, menor es su riesgo de extinción. Así, los mamíferos raros recibieron valores de 6 y se definen subjetivamente como las especies que se conocen a partir de pocos ejemplares y que tienen una distribución fragmentada. Los mamíferos poco comunes recibieron valores de 5 y son aquellas especies que se encuentran con bajas densidades y sólo en pocas localidades. Los mamíferos localmente comunes recibieron valores de 4 y son aquellas especies que no se encuentran en la mayoría de las localidades pero donde se encuentran sus densidades son relativamente altas porque se concentran sea en sitios de descanso, a causa de la disponibilidad de alimento o por el tipo de hábitat. Los mamíferos frecuentemente comunes recibieron valores de 3 y son aquellas especies que tienen distribuciones amplias pero que no siempre tienen densidades altas. Los mamíferos comunes recibieron valores de 2 y son las especies que se encuentran a lo largo de toda su área de distribución y generalmente tienen densidades altas. Los mamíferos muy comunes recibieron

valores de 1 e incluyen cuatro especies de murciélagos ampliamente distribuidas y que casi siempre tiene densidades altas.

La mayoría de las 226 especies de mamíferos están ampliamente distribuidas en toda Guyana y recibieron valores bajos en relación a su área de distribución (Fig. 9). La ardilla pigmea y la mitad de los primates se reportan de toda Guyana excepto la parte noroeste y recibieron valores de 1 (Apéndice 1). Las especies que tienen el límite de su área de distribución en Guyana recibieron valores de 2. Los mamíferos acuáticos que se distribuyen a lo largo de la costa norte recibieron valores de 3. Dos murciélagos que se encuentran sólo en las Tierras Altas de Pakaraima recibieron valores de 4. El manatí amazónico y el delfín rosado sólo se han registrado en el río Takutu en el suroeste de Guyana y recibieron valores de 5. Finalmente, tres roedores que se distribuyen únicamente en el Monte Roraima recibieron los valores más altos.

También incluimos valores basados en las listas de CITES y la UICN. Las especies del Apéndice I de CITES recibieron valores de 6 y los del Apéndice II recibieron valores de 4. No hay especies en Guyana que estén en el Apéndice III actualmente. Las categorías de la UICN recibieron los siguientes valores: (6) En Peligro Crítico; ningún mamífero de Guyana está en esta categoría actualmente; (5) En Peligro de Extinción; (4) Vulnerable; (3) Menor Riesgo y (2) Carentes de Información.

Especies en riesgo

No se sabe de ninguna especie de mamífero que haya sido extirpada en Guyana en tiempos históricos (Anónimo, 1958). Sin embargo, esto pudiera deberse a la escasez de información histórica sobre mamíferos en este país. El presente es el primer estudio exhaustivo de la biodiversidad de mamíferos en Guyana y es el resultado de nuestros estudios de campo además de ejemplares de museo preexistentes. Es una evidencia de la carencia de información histórica el que recientemente documentamos 25 especies de murciélagos que fueron nuevos registros de Guyana (Lim y Engstrom, 2001). Basándonos en nuestra clasificación de los parámetros biológicos relacionados con prioridades de conservación, las seis especies con valores de riesgo más altos (Apéndice 1) son acuáticas, y todas se encuentran en las listas de CITES y de la UICN. El estado de conservación del manatí amazónico (*Trichechus inunguis*) y delfín del Amazonas (*Inia geoffrensis*) en Guyana es precario. Existen avistamientos históricos de ambas especies en el río Takutu (Im Thurn, 1883; Quelch, 1901; Bertram, 1963) que es afluente del río Negro. Se necesita mayor información sobre

estas especies para determinar su estado actual en Guyana. De la ballena *Eubalaena australis* sólo hay un registro en la costa Essequibo (Quelch, 1901). Típicamente el límite norte de su distribución es la costa brasileña del Atlántico Sur, y este registro accidental probablemente es anómalo. La siguiente categoría incluye ambas especies de mono saki, el armadillo gigante, el mono araña, el tapir, perro y la ballena piloto. Las siete se encuentran en las listas de CITES y todas menos los primates se encuentran en la lista de la UICN.

Los mamíferos que típicamente se consideran como los de mayor riesgo son las 46 especies de las listas de CITES y de la UICN (Apéndice 1). Sin embargo, dentro de Guyana ciertas otras especies deben ser monitoreadas por su distribución restringida o su baja abundancia combinada con factores de su historia natural que las hacen vulnerables. Las siguientes 16 especies de mamíferos recibieron valores altos en nuestra clasificación de riesgo pero no se encuentran en las listas de CITES o la UICN (Apéndice 1):

Mazama gouazoubira frecuentemente es el menos común de los venados en muchas selvas. Es un venado diurno de mediano tamaño, lo cual lo vuelve potencialmente vulnerable a la extirpación por sobreexplotación. *Sciurillus pusillus*, la ardilla pigmea arborícola se conoce únicamente de dos localidades del centro-norte de Guyana (Beebe, 1919) y no existen registros de los últimos 80 años. Tiene una distribución en manchones en la Cuenca Amazónica y la región guianense. *Myoprocta acouchy* a veces es localmente común pero tiene una distribución reducida en el noreste de Sudamérica.

Proechimys hoplomysoides es una rata terrestre que fue descrita del lado venezolano del Monte Roraima (Tate, 1939) y se supone que también ocurre en las partes adyacentes de Brasil y Guyana (Woods, 1993) pero sólo se ha colectado en el sur de Venezuela (Handley, 1976). Las dos especies de agutí son intensamente cazadas. Sin embargo, el agutí negro (*Dasyprocta fuliginosa*) no es tan común como el agutí rojo (*D. leporina*). *Isothrix sinnamariensis* es una rata arborícola que se describió recientemente de dos especímenes de la Guyana Francesa (Vié *et al.*, 1996). El único registro de la especie en Guyana es de cerca del río Chodikar en el extremo sur (Lim *et al.*, in prep.).

Mesomys hispidus es otra rata que recientemente se registró por primera vez de Guyana. Se conoce de dos ejemplares, uno de las Montañas Kanuku en el sur (Emmons, 1994) y uno de la Reserva Iwokrama en el centro de Guyana (Engstrom y Lim, 1999). *Delphinus delphis* se ha registrado a lo largo de la costa y en los estuarios de ríos (Quelch, 1901). Sin embargo, los únicos registros son antiguos y puede ser que la especie sea poco común. Los delfines son numerosos en mar

abierto y rara vez se les ve en aguas cercanas a la costa. El perezoso tridáctilo, *Bradypus tridactylus*, se encuentra en toda Guyana y el noreste de Sudamérica. Esta especie a veces es común y ocasionalmente es cazada. En Guyana, el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) se encuentra principalmente en las sabanas. Dada su distribución restringida y las presiones de cacería, el venado de cola blanca es vulnerable a la sobreexplotación.

Echimys chrysurus es una rata arborícola con marcas faciales blancas; se conoce gracias a tres especímenes del río Supenaam cerca de la costa y de los ríos Tamton y Kwitaro en el sur de Guyana. *Caluromys lanatus* es conocido por un espécimen colectado en las Montañas Kanuku en el sur de Guyana. Esto probablemente es cerca del límite noreste de su distribución en Sudamérica. Aunque es más común que el temazate pardo y recibió valores ligeramente menores en nuestra clasificación, el temazate rojo (*Mazama americana*) es un animal de caza grande cuyas tasas de aprovechamiento deben monitorearse cuidadosamente. El agutí (*Dasyprocta leporina*) es frecuentemente común; sin embargo su relación geográfica con el agutí negro debe ser aclarada y es cazado frecuentemente. *Echimys didelphoides* es otra rata que puede ser localmente común en vegetación riparia con enredaderas. Probablemente se encuentra en toda Guyana pero puede ser difícil de detectar. *Rhipidomys macconnelli* es un roedor arborícola que fue descrito del Monte Roraima y también se encuentra en el sur de Venezuela.

Aunque 10 de las 122 especies de murciélagos que se han registrado en Guyana se encuentran en la lista de la UICN, todos los murciélagos recibieron valores bajos en nuestra clasificación. Los murciélagos son mamíferos voladores pequeños y nocturnos; estas características no se asocian con gran vulnerabilidad. Los cuatro murciélagos que no están en la lista de la UICN y que recibieron valores más altos en nuestra clasificación tienen distribuciones restringidas en Guyana y se conocen a partir de pocos especímenes. *Anoura latidens* ha sido documentado por un solo espécimen de cerca de Kamarang en las Tierras Altas de Pakaraima (Lim y Engstrom, 2001). *Platyrrhinus aurarius* se ha registrado de Guyana pero se desconoce la localidad del espécimen original (Smith y Kerry, 1996). Hemos colectado un segundo espécimen cerca de Paruima en "las Pakaraimas". *Lichonycteris obscura* se conoce a partir de un espécimen del centro-norte de Guyana (Lim y Engstrom, 2001). *Artibeus amplus* se conoce de pocas localidades aisladas en el sur de Guyana (Lim y Wilson, 1993).

Amenazas

En el Neotrópico, las extirpaciones recientes de mamíferos han sido inducidas por el Hombre. La sobreexplotación de especies para el comercio, la caza y la exterminación consciente han causado pérdidas de especies en algunas regiones. Causas indirectas tales como la destrucción de hábitat, la contaminación y la introducción de especies frecuentemente ha causado pérdidas más generalizadas y de largo plazo (resumido en Ceballos y Navarro, 1991).

El comercio con mamíferos neotropicales es lucrativo. Los Estados Unidos es uno de los principales importadores de animales. El valor declarado de los mamíferos de CITES importados legalmente durante 1984 fue de más de US\$35,000,000 (Jorgenson y Jorgenson, 1991). Esta cifra no incluye cargamentos ilegales ni toma en cuenta el valor real de mercado, que generalmente es mayor. Desde 1982 hasta 1984, Guyana era uno de los principales exportadores a los Estados Unidos, habiéndose reportado 2,471 mamíferos CITES (35% de todas las importaciones) (Jorgenson y Jorgenson, 1991). El 99% de las importaciones vivas a los Estados Unidos durante este período era de primates, de los cuales 62% eran monos ardilla (*Saimiri sciureus*). La importación por los Estados Unidos de partes, productos y derivados de mamíferos CITES desde Guyana durante este período fue insignificante (7), lo cual indica que la importación de animales vivos probablemente eran para la investigación médica o para mascotas. A pesar de su pequeña extensión, Guyana está sobrerrepresentada en estas cifras y es necesario monitorear el comercio de mamíferos vivos para determinar si es sostenible esta magnitud de explotación.

Son mínimos otros tipos de impacto humano sobre la fauna de mamíferos de Guyana, comparados con el impacto del comercio de animales vivos y con otras partes de Sudamérica. Guyana tiene una población humana relativamente pequeña (800,000) concentrada en la fértil franja costera. El interior selvático es escasamente poblado, principalmente por indígenas quienes practican la caza y la agricultura de subsistencia. Las armas de fuego son poco comunes y el parque es caro y difícil de obtener. El ecoturismo está en su infancia y aún no existe buena infraestructura para ello. Estos factores, en combinación con la falta de animales grandes de interés como trofeo, han hecho que Guyana no sea un destino popular entre los cazadores extranjeros. Aunque algunos restaurantes de la capital (Georgetown) anuncian “carne silvestre” en sus menús, no hay suficiente información sobre su impacto para la fauna de mamíferos. No existen programas de exterminación para ninguna especie de mamíferos en el país. Por ejemplo, los vampiros son numero-

sos alrededor de algunos asentamientos humanos pero no hay programas de erradicación.

La destrucción de hábitat es la amenaza más seria para la sobrevivencia de las especies. La sobreexplotación se da sólo para algunas especies pero la pérdida de hábitat afecta una gran gama de organismos y a menudo es permanente. Aproximadamente el 80% del hábitat natural en Guyana permanece intacto. Sin embargo, presiones de uso de la tierra pudieran cambiar esta situación rápidamente. Guyana es uno de los países más pobres de Sudamérica y tiene una gran deuda per cápita. Existe mucha presión económica para vender concesiones para la explotación de madera, minerales y petróleo. La mayoría de la tala es selectiva y su impacto es mayor en lugares accesibles por carretera o por río. La agricultura a gran escala se restringe a las fértiles regiones costeras que reciben sedimentos aluviales y que es donde vive la mayoría de la población. Ha habido poca expansión de la frontera agrícola en las selvas de tierra firme del interior debido a que la tierra allí es poco fértil. La ganadería se concentra en las sabanas naturales del Rupununi en el suroeste de Guyana y en las sabanas más pequeñas del noreste. La tala de selvas para la ganadería no es práctica común en Guyana y la ganadería todavía no se ha recuperado de la crisis de 1969. Sin embargo, la sabana ha sido afectada por la ganadería y la quema (Gillespie y Funk, 1993). Los indígenas del interior practican la agricultura de roza, tumba y quema pero el impacto ambiental es relativamente pequeño debido a lo reducido de la población del interior. La industria minera a gran escala (por ejemplo las minas abiertas de bauxita y de oro) originan la destrucción de hábitat. A pequeña escala la industria minera, incluyendo el uso de mangueras hidráulicas, produce sedimentación excesiva y erosión de las orillas de los ríos.

Los pesticidas como el DDT todavía se usan en Guyana para el control de mosquitos para la prevención del paludismo. El DDT se usó extensamente para la erradicación del paludismo en las regiones pobladas de la costa después de la Segunda Guerra Mundial (Bertram, 1963). Actualmente se usa por lo general para situaciones específicas en regiones de alto riesgo y no se usa a gran escala. Cuando las concentraciones de DDT son altas las primeras especies en ser afectadas son las especies depredadoras tales como los carnívoros y los insectívoros. En el caso particular de los murciélagos, se sabe que la contaminación ampliamente difundida afecta negativamente a las especies insectívoras (e.g., Reidinger y Cockrum, 1978). Los contaminantes tóxicos principales en Guyana son elementos como el mercurio o los cianuros que se usan para la extracción de oro. En las minas de pequeña escala, el mercurio y los cianuros se "escapan" al ambiente (típicamente los ríos cercanos) en pequeñas cantidades. Pero a escalas mayores, estas toxinas se almace-

nan en las presas de jales, las cuales ocasionalmente filtran altas concentraciones de venenos a los ríos, tal como ocurrió en 1995 en la Mina Omai en el río Essequibo. Los cianuros generalmente se descomponen al ser expuestos a la luz ultravioleta pero el mercurio persiste en el ambiente.

Hay cuatro especies de mamíferos introducidos no domesticados en Guyana. La más ampliamente distribuida es *Rattus rattus*, que se encuentra desde la costa hasta las sabanas del Rupununi (en Lethem). *Rattus norvegicus*, *Mus musculus* y *Herpestes javanicus* están restringidas actualmente a las regiones costeras habitadas. No ha habido un impacto significativo sobre los mamíferos nativos porque la mayoría son comensales; sin embargo, *Herpestes* potencialmente es destructiva.

Perspectivas para la conservación

El estado de conservación actual de los mamíferos en Guyana es excelente, sobre todo en comparación con el de otros países de Sudamérica donde la explotación de hábitat ha sido mucho más extendida. En Guyana, los hábitats naturales están en su mayoría intactos y las densidades de población de humanos son relativamente bajas excepto en la costa noreste.

Un campo que requiere de atención es el desarrollo y entrenamiento de un grupo de biólogos jóvenes que documenten, monitoreen y manejen la biodiversidad y que produzcan un movimiento conservacionista en Guyana. La Universidad de Guyana es la única institución de educación post-secundaria en el país. Sin embargo, el Departamento de Biología no tiene programas de posgrado. Se está generando una colección de referencia nacional en el Centro de Estudios de Diversidad Biológica de la Universidad de Guyana. El financiamiento inicial ha tenido como resultado una buena infraestructura museológica. Sin embargo, se requiere de financiamiento adicional para el equipo de almacenaje y el personal.

El único parque nacional en Guyana es Kaieteur Falls y fue establecido principalmente para preservar la belleza de las cascadas para el turismo. Se han realizado pocos estudios zoológicos allí, aunque sí ha habido estudios botánicos. Se necesitan estudios faunísticos adicionales y sus límites deberían ampliarse para incorporar el resto de la cuenca. La otra área protegida en el país es la recién creada Reserva Iwokrama en el centro de Guyana. Abarca 3,600 km² de selva decretada en 1990 por el Gobierno de Guyana, bajo el auspicio de la Secretaría del Estado, para el desarrollo sostenible y la conservación de biodiversidad (Hawkes y Wall, 1993). Calculamos que la reserva puede contener hasta el 80% de las especies de mamíferos conocidos en el país (Engstrom y Lim, 1999) y su reciente creación es una

iniciativa de conservación extremadamente importante y un paso positivo para la futura conservación de la diversa fauna de mamíferos de Guyana.

ABSTRACT

At present, 226 species of mammals are known from Guyana. This country, however, is the least known biologically in the Guianas region, as evidenced by the recent addition of 25 species to the bat fauna (Lim *et al.*, 1999; Lim y Engstrom, 2001). Guyana has a wealth of natural resources but a national protected areas system must be implemented to preserve the environment for the future. Conservation strategies must be based on a firm understanding of the natural biological diversity.

Although in our conservation classification we attempted to be as objective as possible in assigning scores for biological characteristics across species, that ranking is inherently subjective and subject to bias. The ranks within categories are our interpretation of relative risk to extirpation and detailed information is lacking for many species, requiring us to rely on field observations, pre-existing collections, and sometimes our own opinion. Conversely some biologically important categories may have been omitted entirely. Scores likely are most comparable within groups (e.g., orders). Nonetheless, this is a first attempt at quantifying the conservation status of mammals from Guyana, which is intended to serve as a stimulus for additional research and conservation initiatives on the country's diverse mammalian fauna.

AGRADECIMIENTOS

Le debemos infinitas gracias al fallecido Dr. Randolph L. Peterson por acumular la colección más completa de mamíferos de Guyana, la cual contribuye de manera muy importante a este estudio. A su vez, reconocemos la dedicación y trabajo de los colectores que colaboraron con "Pete", incluyendo a Stan Brock, Jerome Marques, Baldwin Persaud y David Courtman. Asimismo, agradecemos a las muchas personas que han trabajado con nosotros en la colecta de especímenes, a menudo en condiciones adversas y difíciles. En orden cronológico, apreciamos el trabajo de los siguientes biólogos de campo: Fiona Reid, el personal y los voluntarios de Youth Challenge International, Susan Woodward, Charles Robertson, George Simon, Robert Dowler, Anne Boyd, Terry Maxwell, Richlyn Parris, Tom Lee, Sylvia Armitano, Daniel Allicock, Eamon O'Toole, David Clarke, Graham Watkins, Bob Timm, Rob Anderson, Cynthia Watson, Ron Allicock, Dexter Torres, Errol McBirney, Bill Scully, Deidre Jafferally, Jackie Arjoon, Ovid Allicock, Eli Alvin, y Zacharias Norman. Estamos agradecidos al personal de Mastozoología del ROM por el manejo continuo de las colectas de Guyana. Los permisos de

Guyana fueron facilitados por el personal de la Oficina de la Presidencia, el Ministerio de Agricultura, el Ministerio de Asuntos Indígenas, Universidad de Guyana, y el Centro para el Estudio de la Diversidad Biológica. El financiamiento fue proporcionado por el Royal Ontario Museum incluyendo el Center for Biodiversity & Conservation Biology, Department of Museum Volunteers, y la ROM Reproductions Association; Biological Diversity of the Guianas program al Smithsonian Institution in Washington, DC; y la Philadelphia Academy of Natural Sciences a través del United Nations Development Program. Esta es la contribución número 197 del Centre for Biodiversity & Conservation Biology, ROM.

LITERATURA CITADA

- Anónimo. 1958. Wild life preservation in the British West Indies, British Honduras and British Guiana. *Oryx*, 9:332-333.
- Anthony, H.E. 1921a. New mammals from British Guiana and Colombia. *American Museum Novitates*, 19:1-7.
- Anthony, H.E. 1921b. Mammals collected by William Beebe at the British Guiana Tropical Research Station. *Zoologica*, 3:265-286.
- Anthony, H.E. 1929. Two new genera of rodents from South America. *American Museum Novitates*, 383:1-6.
- Baker, M. 1900. The Anglo-Venezuelan boundary dispute. *The National Geographic Magazine*, 11:128-144.
- Baker, R.H. 1991. The classification of Neotropical Mammals-A historical résumé. Pp. 7-32, en: *Latin American Mammalogy: History, Diversity and Conservation* (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Beebe, W. 1919. Higher vertebrates of British Guiana with special reference to the fauna of Bartica District: No. 7. List of Amphibia, Reptilia and Mammalia. *Zoologica*, 2:205-227.
- Beebe, W. 1925. Studies of a tropical jungle; one quarter of a square mile of jungle at Kartabo, British Guiana. *Zoologica*, 6:5-193.
- Bertram, C. 1963. *In search of mermaids: the manatees of Guiana*. Peter Davies Ltd., Londres.
- Calder, W.A., III. 1984. *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp: 167-198, en: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity and Conservation*. (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Emmons, L.H. 1994. New locality records of *Mesomys* (Rodentia: Echimyidae). *Mammalia*, 58:148-149.
- Emmons, L.H. y F. Feer. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. Segunda edición. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

- Engstrom, M.D. y B.K. Lim. 1999. *Faunal survey of mammals in Iwokrama Reserve, Guyana*. Report to the Iwokrama International Centre for Rain Forest Conservation and Development, Natural Resources Institute, Chatham, Inglaterra.
- Fenton, M.B., L. Acharya y D. Audet. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24:440-446.
- Frost, D.B. 1967. The climate of the Rupununi Savannas: a study in ecological climatology. *McGill University Savanna Research Series*, 12:1-92.
- Gillespie, L.J. y V.A. Funk. 1993. A new centre for the study of biodiversity. *Global Biodiversity*, 3:7-11.
- Günther, A. 1879. Description of a new species of *Didelphys* from Demerara. *The Annals and Magazine of Natural History*, 5: 108.
- Handley, C.O., Jr. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 20:1-91.
- Hawkes, M.D. y J.R.D. Wall. 1993. *The commonwealth and government of Guyana Iwokrama rain forest programme, phase 1, site resource survey, main report*. Natural Resources Institute, Chatham, Inglaterra.
- Hill, J.E. 1964. Notes on bats from British Guiana, with the description of a new genus and species of Phyllostomidae. *Mammalia*, 28:553-572.
- Huber, O., G. Gharbarran y V. Funk. 1995. *Vegetation map of Guyana*. Centre for the Study of Biological Diversity, University of Guyana, Georgetown.
- Husson, A.M. 1978. The mammals of Surinam. *Zoölogical Monographs Rijksmuseum National History*, 2:1-569.
- Im Thurn, E.F. 1883. *Among the Indians of Guiana being sketches chiefly anthropologic from the interior of British Guiana*. Kegan Paul, Trench and Co., Londres.
- Jentink, F.A. 1893. On a collection of bats from the West-Indies. *Notes of the Leyden Museum*, 15:278-283.
- Jorgenson, J. y A. Jorgenson. 1991. Imports of CITES-regulated mammals into the United States from Latin America: 1982-1984. Pp. 322-335, en: *Latin American Mammalogy: history, biodiversity and conservation* (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.
- Lim, B.K. y D.E. Wilson. 1993. Taxonomic status of *Artibeus amplus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in northern South America. *Journal of Mammalogy*, 74:763-768.
- Lim, B.K. y M.O. Engstrom. 2001. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama forest, Guyana, and the Guianan subregion: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 10: 613-657.
- Lim, B.K., M.D. Engstrom y E. O'Toole. 2000a. *First record of Isothrrix (Rodentia: Echimyidae) from Guyana*. Manuscrito inédito, Royal Museum Ontario, Ontario.
- Lim, B.K., M.D. Engstrom y R.M. Timm. 2000b. *First records of 18 species of bats from Guyana and comments on the species diversity of bats in Iwokrama Reserve*. Manuscrito inédito, Royal Museum Ontario, Ontario.

- Matthews, L.H. 1973. *Charles Waterton: Wanderings in South America, the North-West of the United States, and the Antilles, in the years 1812, 1816, 1820 and 1824 with original instructions for the Perfect Preservation of Birds and for Cabinets of Natural History*. Oxford University Press, Londres.
- Musser, G.G. y M.D. Carleton. 1993. Family Muridae. Pp. 501-755, en: *Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Segunda edición. (D.E. Wilson, y D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Osborn, H. F. 1925. Studies of a tropical jungle. *Zoologica*, 6:1-2.
- Peterson, R.L. 1965a. A review of the flat-headed bats of the family Molossidae from South America and Africa. *Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum*, 64:1-32.
- Peterson, R.L. 1965b. A review of the bats of the genus *Ametrida*, family Phyllostomidae. *Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum*, 65:1-13.
- Peterson, R.L. 1968. A new bat of the genus *Vampyressa* from Guyana, South America with a brief systematic review of the genus. *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum*, 73:1-17.
- Peterson, R.L. 1972. A second specimen of *Vampyressa brocki* (Stenoderminae: Phyllostomatidae) from Guyana, South America, with further notes on the systematic affinities of the genus. *Canadian Journal of Zoology*, 50:467-469.
- Quelch, J.J. 1892. The bats of British Guiana. *The Journal of the Royal Agricultural and Commercial Society of British Guiana*, 6:91-109.
- Quelch, J.J. 1901. *Animal Life in British Guiana*. The Argosy Company, Limited, Georgetown.
- Reidinger, R.F., Jr. y E.L. Cockrum. 1978. Organochlorine residues in free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*) at Eagle Creek Cave, Greenlee Country, Arizona. Pp. 85-96, en: *Proceedings of the Fourth International Bat Research Conference* (R.J. Olembo, J.B. Castelino, y F.A. Mutere, eds.). Kenya Literature Bureau, Nairobi.
- Roth, W.E. 1922. Richard Schomburgk's travels in British Guiana 1840-1844. *Daily Chronicle Office, Georgetown, Guyana*, 1:1-402.
- Roth, W.E. 1923. Richard Schomburgk's travels in British Guiana 1840-1844. *Daily Chronicle Office, Georgetown, Guyana*, 2:1-443.
- Schomburgk, R.H. 1840. *A description of British Guiana, geographical and statistical: exhibiting its resources and capabilities, together with the present and future condition and prospects of the colony*. Simpkin, Marshall, and Company, Londres.
- Simmons, N.B. y R.S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna, Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237:1-219.
- Smith, P.G. y S.M. Kerry. 1996. The Iwokrama rain forest programme for sustainable development: how much of Guyana's bat (Chiroptera) diversity does it encompass? *Biodiversity and Conservation*, 5:921-942.
- Snyder, D.E. 1966. *Birds of Guyana*. Peabody Museum, Salem, Massachusetts.
- Tate, G.H.H. 1939. The mammals of the Guiana region. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 76:151-229.

- Thomas, O. 1901. On a collection of mammals from the Kanuku Mountains, British Guiana. *The Annals and Magazine of Natural History*, 7:139-154.
- Thomas, O. 1910. Mammals from the River Supinaam, Demerara, presented by Mr. F.V. McConnell to the British Museum. *The Annals and Magazine of Natural History*, 8:184-189.
- Thomas, O. 1911. Three new South-American mammals. *The Annals and Magazine of Natural History*, 8:113-115.
- Thomas, O. 1913. On some rare Amazonian mammals from the collection of the Para Museum. *The Annals and Magazine of Natural History*, 8:130-136.
- Thomas, O. 1914a. On various South-American mammals. *The Annals and Magazine of Natural History*, 8:345-363.
- Thomas, O. 1914b. Three new South-American mammals. *The Annals and Magazine of Natural History*, 8:573-575.
- Thomas, O. 1917. A new agouti from the Moon Mountains, southern British Guiana, with notes on other species. *The Annals and Magazine of Natural History*, 8:259-261.
- Vié, J.C., V. Volobouev, J.L. Patton y L. Granjon. 1996. A new species of *Isotbrix* (Rodentia: Echimyidae) from French Guiana. *Mammalia*, 60:393-406.
- Voss, R.S. 1988. Systematics and ecology of Ichthyomyne rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 188:259-493.
- Voss, R.S. 1991. An introduction to the Neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 210:1-113.
- Voss, R.S. y L.H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assesment. *Bulletin American Museum Natural History*, 230:1-115.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Segunda edición. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Woods, C.A. 1993. Suborder Hystricognathi. Pp. 771-806, en: *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. Segunda edición. (D.E. Wilson, y D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Young, C.G. 1896. Note on Berbice bats. *The Journal of the Royal Agricultural and Commercial Society of British Guiana*, 10:44-46.

Apéndice 1. Lista de las 226 especies de mamíferos de Guyana. Se indica la fuente (FUE), distribución general (DIS), abundancia relativa (ABU), número de crías por camada (CRI), hábitos de alimentación (DIE), masa corporal (g; MAS), nicho especial (NIC) y actividad (ACT). Se indica el estado de conservación de acuerdo a la Convención Internacional de Tráfico de Especies en Peligro (CITES), la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y nuestra clasificación de especies en riesgo (EST).

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
DIDELPHIMORPHIA (Total=15)											
Familia Didelphidae											
Subfamilia Caluromyinae											
<i>Caluromys lanatus</i>	ROM	O	PC	3	F	3	AR	N			31
<i>Caluromys philander</i>	ROM	G	LC	4	F	3	AR	N		MR	30
Subfamilia Didelphinae											
<i>Chironectes minimus</i>	ROM	G	LC	3	C	3	SA	N		LR	25
<i>Didelphis albiventris</i>	ROM	G	UC	4	O	4	SC	N			20
<i>Didelphis marsupialis</i>	ROM	G	OC	7	O	4	SC	N			16
<i>Gracilinanus kalinowskii</i>	ROM	S	R	5	O	2	AR	N			24
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	A	N	R	7	C	3	SC	N			22
<i>Marmosa lepida</i>	ROM	G	R	6	I	2	ST	N			8
<i>Marmosa murina</i>	ROM	G	LC	6	I	2	ST	N			16
<i>Marmosops parvidens</i>	ROM	G	PC	6	O	2	ST	N		MR	19
<i>Marmosops pinheiroi</i>	ROM	G	R	6	O	2	ST	N			16
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	ROM	G	LC	5	I	3	TE	N			20
<i>Miconemus demerarae</i>	ROM	G	C	5	O	3	AR	N			20
<i>Monodelphis brevicaudata</i>	ROM	G	LC	7	I	2	TE	D			22
<i>Philander opossum</i>	ROM	G	C	4	O	3	ST	N			16

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
XENARTHRA (Total=9)											
Familia Bradipodidae											
<i>Bradypus tridactylus</i>	ROM	G	LC	1	H	4	AR	B			32
Familia Megalonychidae											
Subfamilia Choleopinae											
<i>Choloepus didactylus</i>	ROM	G	LC	1	H	4	AR	N		DD	32
Familia Dasypodidae											
Subfamilia Dasypodinae											
<i>Cabassous unicinctus</i>	ROM	G	PC	1	I	4	TE	N			27
<i>Dasypus kappleri</i>	ROM	G	LC	2	I	4	TE	N			25
<i>Dasypus novemcinctus</i>	ROM	G	C	4	I	4	TE	B			24
<i>Priodontes maximus</i>	ROM	G	R	1	I	5	TE	N	I	EN	40
Familia Myrmecophagidae											
<i>Cyclopes didactylus</i>	ROM	G	PC	1	I	3	AR	N			28
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	ROM	G	R	1	I	5	TE	B	II	VU	39
<i>Tamandua tetradactyla</i>	ROM	G	PC	1	I	4	ST				27
CHIROPTERA (Total=122)											
Familia Emballonuridae											
<i>Coromura brevirostris</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			17

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
<i>Centronycteris maximiliani</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			18
<i>Cyttarops allecto</i>	B	N	R	1	I	1	VO	N		MR	24
<i>Dididurus albus</i>	ROM	G	R	1	I	2	VO	N			20
<i>Dididurus ingens</i>	ROM	O	PC	1	I	2	VO	N		VU	25
<i>Dididurus isabellus</i>	ROM	S	LC	1	I	2	VO	N			20
<i>Dididurus scutatus</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			19
<i>Pteropteryx kappleri</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			17
<i>Pteropteryx leucoptera</i>	ROM	S	PC	1	I	1	VO	N			20
<i>Pteropteryx macrotis</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			18
<i>Rhynchonycteris naso</i>	ROM	G	C	1	I	1	VO	N			16
<i>Sacopteryx bilineata</i>	ROM	G	C	1	I	1	VO	N			15
<i>Sacopteryx canescens</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			17
<i>Sacopteryx gymnura</i>	ROM	G	R	1	I	1	VO	N			19
<i>Sacopteryx leptura</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			17
Familia Noctilionidae											
<i>Noctilio albigentris</i>	ROM	G	LC	1	I	2	VO	N			19
<i>Noctilio leporinus</i>	ROM	G	C	1	C	2	VO	N			19
Familia Mormoopidae											
<i>Pteronotus gymnotus</i>	ROM	N	PC	1	I	2	VO	N			22
<i>Pteronotus parnellii</i>	ROM	G	C	1	I	2	VO	N			17
<i>Pteronotus personatus</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			18

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
Familia Phyllostomidae											
Subfamilia Phyllostominae											
<i>Chrotopteris auritus</i>	ROM	G	LC	1	C	2	VO	N			17
<i>Lonchorhina aurita</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			17
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			15
<i>Micronycteris brachyotis</i>	ROM	G	R	1	I	2	VO	N			18
<i>Micronycteris brasili</i>	ROM	G	R	1	I	1	VO	N			17
<i>Micronycteris daviessi</i>	ROM	G	R	1	I	2	VO	N		MR	21
<i>Micronycteris hirsuta</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			17
<i>Micronycteris homezi</i>	ROM	N	R	1	I	1	VO	N			19
<i>Micronycteris megalotis</i>	ROM	G	C	1	I	1	VO	N			14
<i>Micronycteris microtis</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			15
<i>Micronycteris minuta</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			15
<i>Micronycteris nicefori</i>	ROM	G	C	1	I	1	VO	N			14
<i>Micronycteris sylvestris</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			16
<i>Mimon bennettii</i>	C	N	R	1	I	2	VO	N			20
<i>Mimon crenulatum</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			17
<i>Phyllotomus discolor</i>	ROM	G	LC	1	O	2	VO	N			15
<i>Phyllotomus elongatus</i>	ROM	G	MC	1	O	2	VO	N			13
<i>Phyllotomus bastatus</i>	ROM	G	LC	1	O	2	VO	N			15
<i>Phyllotomus latifolius</i>	D	S	R	1	O	2	VO	N			19
<i>Phylloderma stenops</i>	ROM	G	LC	1	O	2	VO	N			15
<i>Tonatia saurophila</i>	ROM	G	LC	1	I	2	VO	N			16

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
<i>Tonatia brasiliense</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			17
<i>Tonatia carikeri</i>	ROM	G	LC	1	I	2	VO	N			16
<i>Tonatia schulzei</i>	ROM	N	R	1	I	2	VO	N			20
<i>Tonatia silvicola</i>	ROM	G	C	1	I	2	VO	N			14
<i>Trachops cirrhosus</i>	ROM	G	C	1	C	2	VO	N			15
<i>Vampyrus spectrum</i>	ROM	G	R	1	C	2	VO	N		MR	22
Subfamilia Lonchophyllinae											
<i>Lionycteris spurrelli</i>	ROM	G	LC	1	N	1	VO	N			20
<i>Lonchophylla thomasi</i>	ROM	G	C	1	N	1	VO	N			19
Subfamilia Glossophaginae											
<i>Anoura candifer</i>	ROM	G	PC	1	N	2	VO	N			22
<i>Anoura geoffroyi</i>	ROM	G	LC	1	N	2	VO	N			21
<i>Anoura latidens</i>	ROM	O-C	R	1	N	2	VO	N			27
<i>Choeromiscus godmani</i>	ROM	G	PC	1	N	1	VO	N		MR	24
<i>Choeromiscus minor</i>	ROM	G	LC	1	N	1	VO	N			20
<i>Glossophaga longirostris</i>	ROM	O	C	1	N	2	VO	N			23
<i>Glossophaga soricina</i>	ROM	G	C	1	N	1	VO	N			18
<i>Lichonycteris obscura</i>	ROM	N	R	1	N	1	VO	N			24
Subfamilia Carolliinae											
<i>Carollia brevicauda</i>	ROM	G	C	1	F	2	VO	N			19
<i>Carollia perspicillata</i>	ROM	G	A	1	F	2	VO	N			17
<i>Rhinophylla pumilio</i>	ROM	G	C	1	F	1	VO	N			17

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
Subfamilia Stenodermatinae											
<i>Ametrida centurio</i>	ROM	G	C	1	F	2	VO	N			18
<i>Artibeus amplus</i>	ROM	S	R	1	F	2	VO	N			24
<i>Artibeus cinereus</i>	ROM	G	C	1	F	2	VO	N			18
<i>Artibeus concolor</i>	ROM	G	C	1	F	2	VO	N			19
<i>Artibeus glaucus</i>	ROM	S	PC	1	F	2	VO	N			23
<i>Artibeus gnomus</i>	ROM	G	C	1	F	2	VO	N			19
<i>Artibeus lituratus</i>	ROM	G	A	1	F	2	VO	N			17
<i>Artibeus obscurus</i>	ROM	G	A	1	F	2	VO	N			17
<i>Artibeus planirostris</i>	ROM	G	A	1	F	2	VO	N			17
<i>Chiroderma trinitatum</i>	ROM	G	PC	1	F	2	VO	N			21
<i>Chiroderma villosum</i>	ROM	G	LC	1	F	2	VO	N			20
<i>Mesophylla macconnelli</i>	ROM	G	PC	1	F	1	VO	N			20
<i>Platyrrhinus aurarius</i>	ROM	G	R	1	F	2	VO	N			22
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	ROM	G	PC	1	F	2	VO	N			21
<i>Platyrrhinus helleri</i>	ROM	G	LC	1	F	2	VO	N			20
<i>Sturnira lilium</i>	ROM	G	C	1	F	2	VO	N			18
<i>Sturnira tildae</i>	ROM	G	LC	1	F	2	VO	N			20
<i>Uroderma bilobatum</i>	ROM	G	C	1	F	2	VO	N			19
<i>Uroderma magnirostrum</i>	ROM	G	R	1	F	2	VO	N			22
<i>Vampyressa bidens</i>	ROM	G	LC	1	F	2	VO	N		MR	23
<i>Vampyressa brockei</i>	ROM	S	R	1	F	2	VO	N		VU	27

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
<i>Vampyressa pusilla</i>	ROM	N	PC	1	F	1	VO	N			22
<i>Vampyroides caraccioli</i>	ROM	G	LC	1	F	2	VO	N			20
Subfamilia Desmodontinae											
<i>Desmodus rotundus</i>	ROM	G	C	1	S	2	VO	N			16
<i>Diaemus youngi</i>	ROM	G	R	1	S	2	VO	N			19
Familia Natalidae											
<i>Natalus tumidirostris</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			19
Familia Furipteridae											
<i>Furipterus borrens</i>	ROM	G	R	1	I	1	VO	N			20
Familia Thyropteridae											
<i>Thyroptera discifera</i>	ROM	G	R	1	I	1	VO	N			20
<i>Thyroptera tricolor</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			19
Familia Vespertilionidae											
Subfamilia Vespertilioninae											
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			18
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	ROM	N	R	1	I	1	VO	N			22
<i>Eptesicus furius</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			19
<i>Lasius atratus</i>	ROM	S	PC	1	I	2	VO	N			22
<i>Lasius blaslevilli</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			19

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
<i>Lasius ega</i>	ROM	G	R	1	I	2	VO	N			21
<i>Myotis albescent</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			19
<i>Myotis nigricans</i>	ROM	G	C	1	I	1	VO	N			17
<i>Myotis riparius</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			18
<i>Rhogeessa tumida</i>	ROM	G	R	1	I	1	VO	N			20
Familia Molossidae											
<i>Cynomops abrasus</i>	ROM	G	R	1	I	2	VO	N		MR	22
<i>Cynomops greenhalli</i>	ROM	G	R	1	I	2	VO	N			19
<i>Cynomops parvus</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			18
<i>Cynomops planirostris</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			18
<i>Eumops auripendulus</i>	ROM	G	C	1	I	2	VO	N			16
<i>Eumops bonariensis</i>	ROM	G	PC	1	I	1	VO	N			17
<i>Eumops glaucinus</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			18
<i>Eumops hansae</i>	ROM	G	LC	1	I	1	VO	N			16
<i>Eumops mauris</i>	D	G	R	1	I	2	VO	N		VU	23
<i>Eumops trumbulli</i>	ROM	G	PC	1	I	2	VO	N			18
<i>Molossops neglectus</i>	ROM	N	LC	1	I	1	VO	N			18
<i>Molossops temminckii</i>	ROM	S	PC	1	I	1	VO	N			19
<i>Molossus ater</i>	ROM	G	C	1	I	2	VO	N			16
<i>Molossus coibensis</i>	ROM	G	LC	1	I	2	VO	N			17
<i>Molossus molossus</i>	ROM	G	MC	1	I	2	VO	N			15
<i>Molossus pretiosus</i>	AMNHS		R	1	I	2	VO	N			21

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
<i>Molossus sinaloae</i>	AMNHN		R	1	I	2	VO	N			21
<i>Molossus</i> sp.	ROM S		R	1	I	1	VO	N			20
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	ROM O		R	1	I	1	VO	N		MR	23
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	ROM G		PC	1	I	2	VO	N			18
<i>Nyctinomops macrotis</i>	ROM G		PC	1	I	2	VO	N			18
<i>Promops centralis</i>	ROM N		R	1	I	2	VO	N			21
<i>Promops nasutus</i>	ROM G		R	1	I	2	VO	N			19
PRIMATES (Total=8)											
Familia Callitrichidae											
<i>Saguinus midas</i>	ROM	-NO	LC	2	F	3	AR	D	II		39
Familia Cebidae											
Subfamilia Aloautinae											
<i>Alouatta seniculus</i>	ROM	G	C	1	H	4	AR	D	II		37
Subfamilia Atelinae											
<i>Ateles paniscus</i>	ROM	-NO	C	1	F	4	AR	D	II		40
Subfamilia Cebinae											
<i>Cebus apella</i>	ROM	-NO	C	1	O	4	AR	D	II		35
<i>Cebus olivaceus</i>	ROM	G	LC	1	O	4	AR	D	II		35
<i>Saimiri sciureus</i>	ROM	G	C	1	I	3	AR	D	II		34

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
Subfamilia Pitheciinae											
<i>Chiropotes satanas</i>	ROM	-NO	PC	1	G	4	AR	D	II		41
<i>Pithecia pithecia</i>	ROM	G	PC	1	F	4	AR	D	II		41
CARNIVORA (Total=17)											
Familia Canidae											
<i>Cerdocyon thous</i>	ROM	O	R	5	C	4	TE	N	II		31
<i>Speothos venaticus</i>	ROM	G	R	4	C	4	TE	D	I	VU	40
Familia Felidae											
Subfamilia Felinae											
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	ROM	G	PC	2	C	4	TE	B	II		33
<i>Leopardus pardalis</i>	ROM	G	LC	2	C	5	TE	B	I		35
<i>Leopardus tigrinus</i>	ROM	G	R	2	C	4	TE	N	I	MR	37
<i>Leopardus wiedii</i>	ROM	G	PC	1	C	4	ST	I			32
<i>Puma concolor</i>	ROM	G	PC	3	C	5	TE	B	II		33
Subfamilia Pantherinae											
<i>Panthera onca</i>	ROM	G	PC	2	C	5	TE	B	I	MR	39
Familia Herpestidae											
Subfamilia Herpestinae											
<i>Herpestes javanicus</i>	ROM	N	MC	3	C	3	TE	D			28

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
Familia Mustelidae											
Subfamilia Lutrinae											
<i>Lontra longicaudis</i>	ROM	G	R	2	C	5	SA	B	I		36
<i>Peromura brasiliensis</i>	ROM	S	PC	3	C	5	SA	D	I	VU	42
Subfamilia Mustelinae											
<i>Eira barbara</i>	ROM	G	C	2	C	4	ST	B			25
<i>Galictis vittata</i>	ROM	G	PC	2	C	4	ST	B		27	
Familia Procyonidae											
Subfamilia Potosinae											
<i>Bassaricyon beddardi</i>	ROM	O	R	1	F	4	AR	N		MR	39
<i>Potos flams</i>	ROM	G	C	1	O	4	AR	N			26
Subfamilia Procyoninae											
<i>Nasua nasua</i>	ROM	G	LC	3	O	4	ST	D			25
<i>Procyon cancrivorus</i>	ROM	G	PC	3	O	4	TE	N			24
CETACEA (Total=5)											
Familia Balaenidae											
<i>Enbalaena australis</i>	R	C	R	1	O	6	AC	D	I	MR	47
Familia Delphinidae											
<i>Delphinus delphis</i>	R	C	MC	1	C	5	AC	B			33

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
<i>Globiephala macrorhynchus</i>	USNM	C	C	1	C	6	AC	N	II	MR	40
<i>Sotalia fluviatilis</i>	USNM	C	C	1	C	5	AC	D	I	DD	44
Familia Platanistidae											
<i>Inia geoffrensis</i>	R	SO	R	1	C	5	AC	B	II	VU	47
SIRENIA (Total=2)											
Familia Trichechidae											
<i>Trichechus inunguis</i>	G	SO	R	1	H	6	AC	B	I	VU	51
<i>Trichechus manatus</i>	G	C	R	1	H	6	AC	B	I	VU	49
PERISSODACTYLA (Total=1)											
Familia Tapiridae											
<i>Tapirus terrestris</i>	ROM	G	LC	1	H	6	TE	B	II	MR	40
ARTIODACTYLA (Total=5)											
Familia Tayassuidae											
<i>Tayassu pecari</i>	ROM	G	LC	2	F	5	TE	D	II		39
<i>Pecari tajacu</i>	ROM	G	LC	2	F	5	TE	D	II		39
Familia Cervidae											
Subfamilia Cervinae											
<i>Mazama americana</i>	ROM	G	C	1	H	5	TE	B			31

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
<i>Maxomys gouazoubira</i>	ROM	G	PC	1	H	5	TE	D			35
<i>Odontomys virgatus</i>	ROM	G	LC	1	H	5	TE	B			32
RODENTIA (Total=42)											
Familia Sciuridae											
Subfamilia Sciurinae											
<i>Sciurillus pusillus</i>	Q	-NO	R	2	F	2	AR	D			35
<i>Sciurus aestuans</i>	ROM	G	LC	3	G	3	ST	D			27
Familia Muridae											
Subfamilia Murinae											
<i>Mus musculus</i>	ROM	N	C	6	G	2	TE	N			20
<i>Rattus norvegicus</i>	AMNH	N	LC	5	O	3	TE	B			21
<i>Rattus rattus</i>	ROM	G	MC	4	O	3	TE	N			16
Subfamilia sigmodontinae											
<i>Holobibulus sciureus</i>	D	G	LC	5	H	3	TE	N			20
<i>Neacomys guianae</i>	ROM	G	C	3	I	2	TE	N			18
<i>Coendou melanurus</i>	ROM	G	R	1	O	4	AR	N			28
<i>Nectomys squamipes</i>	ROM	G	C	5	O	3	SA	N			15
<i>Neusticomys venezuelae</i>	H	G	R	2	I	2	SA	N	EN		26
<i>Oecomys bicolor</i>	ROM	G	C	4	F	2	AR	N			23
<i>Oecomys concolor</i>	ROM	S	PC	3	F	2	AR	N			28

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
<i>Oecomys paricola</i>	I	G	R	4	F	2	AR	N			26
<i>Oecomys rex</i>	ROM	G	PC	4	F	2	AR	N			25
<i>Oecomys roberti</i>	ROM	G	PC	4	F	2	AR	N			25
<i>Oecomys rutilus</i>	J	G	R	4	F	2	AR	N			26
<i>Oecomys trinitatis</i>	I	G	R	4	F	2	AR	N			26
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	ROM	G	LC	3	G	2	TE	N			22
<i>Oryzomys megacephalus</i>	ROM	G	C	3	O	2	TE	N			16
<i>Oryzomys macconnelli</i>	K	G	PC	3	O	2	TE	N			19
<i>Oryzomys yunganus</i>	ROM	G	LC	3	O	2	TE	N			18
<i>Podoxymys noronhai</i>	L	R	R	3?	H?	2	TE	N	MR		32
<i>Rhipidomys macconnelli</i>	M	R	PC	2	O	3	AR	N			29
<i>Rhipidomys nitela</i>	ROM	G	PC	4	O	3	AR	N			21
<i>Rhipidomys leucodactylus</i>	ROM	G	PC	3	O	3	AR	N			22
<i>Sigmodon alstoni</i>	ROM	G	LC	5	H	2	TE	D			23
<i>Zygodontomys brevicauda</i>	ROM	G	C	4	O	2	TE	N			16
Familia Erethizontidae											
<i>Coendou prehensilis</i>	ROM	G	PC	1	O	4	AR	N			27
Familia Caviidae											
Subfamilia Caviinae											
<i>Cania aperea</i>	ROM	G	LC	3	H	3	TE	N			24

Apéndice 1. Continuación...

	FUE ¹	DIS ²	ABU ³	CRI	DIE ⁴	MAS ⁵	NIC ⁶	ACT ⁷	CITES ⁸	UICN ⁹	EST
Familia Hydrochaeridae											
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	ROM	G	LC	5	H	5	SA	B			25
Familia Dasyproctidae											
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	ROM	G	PC	2	F	4	TE	D			33
<i>Dasyprocta leporina</i>	ROM	G	C	2	F	4	TE	D			31
<i>Myoprocta acouchy</i>	ROM	-NO	LC	2	F	4	TE	D			34
Familia Agoutidae											
<i>Agouti paca</i>	ROM	G	C	1	F	4	TE	N			28
Familia Echimyidae											
Subfamilia Echimyinae											
<i>Echimyis chrysurus</i>	ROM	G	PC	2	F	3	AR	N			32
<i>Echimyis didelphoides</i>	ROM	G	LC	1	F	3	AR	N			30
<i>Isobrix sinamariensis</i>	ROM	S	R	2	F	3	AR	N			33
Subfamilia Eumysopinae											
<i>Mesomys hispidus</i>	N	S	PC	1	F	3	AR	N			33
<i>Proechimys cayennensis</i>	ROM	G	LC	2	G	3	TE	N			26
<i>Proechimys cuvieri</i>	ROM	G	C	2	G	3	TE	N			24
<i>Proechimys hoplonyoides</i>	O	R	R	2	G	3	TE	N			34
<i>Proechimys warreni</i>	P	G	R	2	G	3	TE	N			28

Apéndice 1. Continuación...

¹ROM = Royal Ontario Museum; AMNH = American Museum of Natural History; USNM = United States National Museum of Natural History; A = Günther (1879); B = Thomas (1913); C = Hill (1964); D = Thomas (1901); G = Bertram (1963); H = Voss (1988); I = Musser y Carleton (1993); J = Anthony (1921a); K = Thomas (1910); L = Anthony (1929); M = de Winton (1900); N = Emmons (1994); O = Tate (1939); P = Thomas (1905); Q = Beebe (1919); R = Quelch (1901).

²G = Guyana; N = Norte; S = Sur; O = Oeste; SO = Suroeste; -NO = Guyana sin incluir el noroeste; C = costas; O-C = centro-oeste; R = Roraima.

³A = abundante; MC = muy común; C = común; LC = localmente común; PC = poco común; R = raro (fuente principal Emmons y Feer, 1997 y obs. pers.).

⁴C = carnívoro; F = frugívoro; G = granívoro; HB = herbívoro; I = insectívoro; N = nectarívoro; O = omnívoro; H = hematófago.

⁵1 es menos de 10 g; 2 es entre 10 y 100 g; 3 es entre 101 y 1,000 g; 4 es entre 1 kg y 10 kg; 5 es entre 10 kg y 100 kg; 6 es entre 100 kg y 1,000 kg.

⁶AC = acuático; AR = arborícola; SA = semiacuático; ST = subterráneo; TE = terrestre; VO = volador.

⁷N = nocturno; D = diurno; B = ambas actividades nocturnas y diurnas.

⁸I = CITES Appendix I; II = CITES Appendix II; III = CITES Appendix III,

⁹EN = En Peligro; VU = Vulnerable; MR = Menor Riesgo; DD = Datos deficientes.

¹⁰Clasificación del estado de conservación basado en las otras categorías de información presentado en esta tabla.

Apéndice 2. Lista de especies de posible ocurrencia en Guyana.

Marmosa lepida
Philander andersoni
Euphractus sexicinctus
Peropteryx trinitatis
Pteronotus davyi
Lonchorhina fernandezii
Micronycteris schmidtorum
Artibeus hartii
Pygoderma bilabiatum
Vampyressa melissa
Sphaeronycteris toxophyllum
Platyrrhinus lineatus
Lasirurus egregius
Myotis oxyotis
Myotis keaysi
Rhogeessa hussoni
Aotus trivirgatus
Callicebus torquatus
Cebus albifrons
Conepatus semistriatus
Sylvilagus brasiliensis

MAMÍFEROS DE MÉXICO

GERARDO CEBALLOS¹, JOAQUÍN ARROYO-CABRALES²
Y RODRIGO A. MEDELLÍN¹

¹*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal
70-275, México D.F., 04510, México.*

²*Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH, Moneda # 16, Col. Centro, 06060 México, D.F.,
México.*

INTRODUCCIÓN

En las últimas dos décadas la creciente información sobre los patrones de distribución de los mamíferos del mundo ha dejado claro que México, junto con Brasil e Indonesia, son los países más diversos (Ceballos y Brown, 1995; Mittermeier y Goettsch de M., 1992; Mittermeier *et al.*, 1997). A pesar de que su territorio comprende alrededor del 1.6% de la superficie continental del planeta (1,972,547 Km²), en México habita alrededor del 12% de todas las especies de mamíferos.

El estudio de los mamíferos de México ha llamado la atención de especialistas desde hace siglos, por lo que se ha acumulado una gran cantidad de información. Con relación a la diversidad biológica y a la conservación, este trabajo es una actualización de la síntesis publicada hace más de una década por Ceballos y Navarro (1991), con objeto de evaluar los enormes avances logrados en estos años sobre el entendimiento de patrones y procesos ecológicos sobre la diversidad, distribución y conservación de los mamíferos de México.

La gran diversidad de los mamíferos de México se ha explicado como resultado de una serie de factores que incluyen a su historia geológica, zoogeografía, climas, topografía y tipos de vegetación (e.g. Álvarez y Lachica, 1974; Ceballos y Navarro, 1991; Fa y Morales, 1993; Goldman y Moore, 1946). La geografía de México incluye a dos penínsulas, la de Baja California en el noroeste y la de Yucatán en el sureste. A lo largo de los litorales existen las planicies costeras del Pacífico y del Golfo, que se extienden desde Sonora y Tamaulipas, estados limítrofes con Estados Unidos, hasta la frontera con Guatemala. El centro y norte del país es una gran meseta conocida como el Altiplano Mexicano. Existen extensas cade-

nas montañosas, con cumbres como los volcanes Popocatepetl y Citlaltépetl de más de 5,000 msnm, que incluyen a la Sierra Madre Occidental y Oriental en el norte, el Eje Neovolcánico en el centro, y la Sierra Madre del Sur en el sureste. Los especialistas han clasificado entre 10 y más de 60 principales tipos de vegetación, dependiendo del detalle de las clasificaciones (Rzedowski, 1978).

De manera muy sintética, la vegetación se puede dividir en templada y tropical, correspondientes a los límites entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical (Fig. 1). México es el único país en el mundo dentro de cuyas fronteras se encuentra la totalidad de los límites entre dos grandes regiones biogeográficas. La vegetación templada se localiza en el centro y norte del país e incluye básicamente a bosques templados, matorrales y pastizales áridos. Los matorrales y pastizales áridos cubren cerca del 50% del territorio del país y se localizan principalmente en la Península de Baja California y el Altiplano. Los bosques templados, que abarcan alrededor del 21% del territorio e incluyen a los bosques de pino (*Pinus*), oyamel (*Abies*), encino (*Quercus*) y enebro (*Juniperus*), se localizan a lo largo de la montañas de la Sierra Madre Occidental, la Oriental, la del Sur y el Eje Neovolcánico (Rzedowski, 1978).

La vegetación tropical, que se encuentra a lo largo de las planicies costeras del Golfo y del Pacífico y el sur del país, incluye a selvas secas, selvas perennifolias y manglares. Las selvas secas cubren el 17% del territorio nacional y se caracterizan por ser caducifolias; es decir, que la mayoría de las plantas pierden las hojas en la época de secas. Estas selvas se localizan principalmente en la vertiente del Pacífico desde el sur de Sonora hasta Chiapas, con manchones aislados en el sur de Tamaulipas y norte de Veracruz, y el norte de la Península de Yucatán. Las selvas perennifolias tienen una distribución más restringida, ya que se encuentran en el 11% del país, a lo largo de la vertiente del Golfo desde San Luis Potosí hasta Chiapas. Finalmente, los manglares y otro tipo de humedales se localizan a lo largo de las planicies costeras y la costa de la Península de Yucatán (Rzedowski, 1998).

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOOLÓGICO

El avance en el conocimiento de los mamíferos de México desde 1830 ha sido sintetizado de manera elegante por José Ramírez-Pulido (Ramírez-Pulido y Britton, 1981; Ramírez-Pulido y Müdespacher, 1987). Esa síntesis, que hemos complementado con los trabajos de León P. (1994), Martín del Campo (1941) y Sánchez-H. (1985), es la base de esta sección. El conocimiento anterior a la síntesis de Ramírez-Pulido y



Figura 1. México es el límite entre dos grandes regiones biogeográficas. La región Neártica incluye a los biomas templados como matorrales y pastizales (1) y bosques de coníferas y encinos (2). La región Neotropical incluye a las selvas bajas caducifolias (3), selvas altas perennifolias (4) y vegetación acuática (5).

colaboradores era escueto y los pocos aportes acerca del desarrollo histórico de la mastozoología mexicana se encontraban en reseñas sobre las actividades de colecta de grandes expediciones (Goldman, 1951; Saussure, 1993) y capítulos en algunas monografías estatales, como las de los mamíferos de Chihuahua (Anderson, 1972), Coahuila (Baker, 1956), Durango (Baker y Greer, 1962), San Luis Potosí (Dalquest, 1953), Tamaulipas (Álvarez, 1963), Valle de México (Ceballos y Galindo, 1984) y Veracruz (Hall y Dalquest, 1963).

La investigación sobre los mamíferos de México se ha dividido en cinco períodos, de la siguiente manera: 1° - 1521 a 1829; 2° - 1830 a 1883; 3° - 1884 a 1919; 4° - 1920 a 1942; 5° - 1943 al presente. Esta clasificación es una modificación de la propuesta por Ramírez-Pulido y Britton (1981). Un resumen de

las 1,196 especies y subespecies descritas hasta 1987 indica que 24 autores describieron el 75% de los taxa (895), mientras que los restantes 144 describieron 301 (25%). Sólo 11 de esos taxa fueron clasificados por investigadores nacionales solos o en colaboración con investigadores extranjeros.

Al *primer período*, que abarca hasta 1830, corresponden tanto las narraciones acerca de los conocimientos de los nativos americanos, realizadas principalmente por misioneros religiosos, así como los trabajos botánicos y zoológicos de los viajeros y expedicionarios en la Nueva España, cuyas obras caen dentro del tipo de compilaciones descriptivas e ilustrativas, más no sistemáticas en el sentido moderno del término. No obstante, se ordenaba y clasificaba a los organismos de acuerdo con aspectos de utilidad, costumbres, hábitat y morfología general. Las grandes exploraciones a nuestro país a fines del siglo XVIII contribuyeron en buena medida al conocimiento de los mamíferos de México, destacando las de los naturalistas como Martín de Sessé, José Mariano Mociño y Alejandro Malaspina. En este período sólo se habían descrito 12 taxa específicos para México, pero cuya localidad de procedencia es muy general, como América, Nueva España o México (Ramírez-Pulido y Britton, 1981). Con el nacimiento del México independiente, hubo una detención casi completa de la investigación, pero a partir de 1830, las instituciones y naturalistas de otros países, principalmente alemanes, ingleses, franceses y estadounidenses, aparecieron con mayor frecuencia en el país.

El *segundo período* (1830-1881) corresponde a la gran expansión de las actividades de exploración en el oeste de los Estados Unidos de América y, a consecuencia de ello, comenzó el reconocimiento y la colección de material biológico en los estados del norte de México (Baker, 1991). Este período fue particularmente importante ya que se publicaron los primeros trabajos que habrían de causar un profundo impacto en la investigación mastozoológica en América, y se fundó una de las instituciones que mayor apoyo ha dado a las exploraciones de campo en México, el Instituto Smithsonian en Washington, Estados Unidos. En este período se describieron 129 taxa. Notable fue el trabajo del naturalista suizo Henri de Saussure, quien describió 19 taxa, y Spencer Fullerton Baird, el más grande de los naturalistas a fines del siglo XIX, que describió 20 taxa.

El *tercer período* (1884-1919) se caracterizó por el marcado interés que se despertó en los museos y en las agencias gubernamentales de los Estados Unidos por explorar, investigar y coleccionar material biológico en México. El resultado fue formar colecciones de mamíferos, entre otros grupos, de diferentes regiones del país, que quedaron depositadas en las instituciones mencionadas.

El último tercio de este período coincidió tanto con la Revolución Mexicana como con la I Guerra Mundial, lo que originó un bajo número de taxa descritos durante este lapso (Goldman, 1951). A este período puede considerársele como el de Clinton Hart Merriam, no sólo por el alto número de especies y subespecies que describió, sino porque bajo el mando de la oficina de Exploración Biológica de Estados Unidos, apoyó a E. A. Goldman y E. W. Nelson, personal que desempeñó un papel preponderante en los estudios biológicos en México (Sterling, 1991). En el período se describieron 605 taxa, de los cuales Merriam clasificó 208, es decir alrededor del 34.4%. Otros investigadores que sobresalieron por el número de taxa descritos fueron J. A. Allen (84), W. Osgood (47), O. Thomas (39), E. A. Mearns (37) y E.W. Goldman (30). En este período aparece el primer taxón descrito por un mexicano, correspondiendo a *Romerolagus diazi* por Jesús Díaz de León (1905).

El *cuarto período* (1922-1942) se caracterizó por el renovado interés por las exploraciones en México. En este período se describieron 219 taxa y puede considerarse como la época de Nelson y Goldman debido a que ellos describieron 114, es decir el 52% del período (Sterling, 1991). Otros investigadores que sobresalieron por el número de taxa descritos fueron W. Burt (25) y L. Huey (24). Cabe destacar la presencia del Dr. Bernardo Villa, a quien se le considera como el fundador de la mastozoología mexicana y quien clasificó una especie en este período.

El *período moderno* (1943 al presente) es de síntesis conceptual, en el que se ha pasado de las descripciones simplemente tipológicas a aquellas en que se incorporan aspectos biológicos y filogenéticos. En las últimas décadas la mastozoología en México ha experimentado un enorme auge, ya que el número de especialistas se ha multiplicado exponencialmente y se han desarrollado un número considerable de colaboraciones con disciplinas como la genética molecular, fisiología, ecología, evolución biogeografía y conservación (e.g., Guevara-Chumacero *et al.*, 2001; López y Ramírez-Pulido, 1999). En este período, y hasta el año de 1987, se describieron 214 taxa, incluyendo 30 por L. Huey y 20 de G. Goodwin. Cabe destacar que en el período, nueve especies fueron descritas por mexicanos, ya sea solos o en colaboración con investigadores nacionales o extranjeros. Entre las instituciones más destacadas por su impacto en este período se encuentran en México la Universidad Nacional Autónoma de México, el Instituto Politécnico Nacional, la Universidad Autónoma Metropolitana, el Instituto de Ecología – Xalapa y la Universidad Veracruzana. Las instituciones más importantes en el extranjero han sido la Universidad de Kansas, la Universidad Estatal de Michigan, el Museo Americano de Historia Natural, la Universidad de Texas A&M y la Universidad Tecnológica de Texas.

En la última década se han publicado análisis detallados de diversos aspectos, como las localidades tipo de mamíferos mexicanos (Álvarez *et al.*, 1997), listados de los ejemplares colectados en México y depositados en museos de Estados Unidos y Canadá (López-Wilchis y López-Jardines, 1995, 1998, 1999, 2000), lista de publicaciones sobre mamíferos mexicanos (Guevara-Chumancero *et al.*, 2001), un atlas de los mamíferos de México (Ceballos *et al.*, en prensa), síntesis de los mamíferos de regiones o estados (e.g. Aranda y March, 1987; Ceballos y Miranda, 2000), y estudios sobre sistemática y filogeografía de diversos grupos o especies (e.g. Demantes *et al.*, 2002; Harris *et al.*, 2000; Riddle *et al.*, 2000a, 2000b; Ruedas, 1998; Schmidly *et al.*, 1988; Tiemann-Boege *et al.*, 2000).

Además, en las últimas dos décadas se ha generado un cúmulo de estudios sobre ecología, biogeografía y conservación, que han permitido tener una visión más completa de los patrones y procesos sobre la estructura y función de las poblaciones y comunidades de los mamíferos de México. Una síntesis de algunos de esos trabajos se encuentra en los libros *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín y Ceballos, 1993), *Bibliografía reciente de los mamíferos de México 1994–2000* (Ramírez-Pulido *et al.*, 2000), *Los mamíferos silvestres de México* (Ceballos *et al.*, en prensa) y en los cuatro volúmenes de la *Revista Mexicana de Mastozoología*, que es un importante foro de difusión de la investigación sobre mamíferos de México. Un análisis de esas publicaciones ha mostrado que existen varios cientos de referencias recientes que incluyen temas como taxonomía, biogeografía, conducta, conservación, macroecología y sistemática (e.g., Arita *et al.*, 1997; Arita y Rodríguez, en prensa; Castro-Campillo y Ramírez-Pulido, 2000; Ceballos *et al.*, 1998; Conroy *et al.*, 2001; Estrada *et al.*, 1999; Jau-Mexia *et al.*, 2000; Medellín *et al.*, 2000; Mellink y Martín, 2001; Ortega y Arita, 2000; Peterson *et al.*, 1999; Polaco *et al.*, 2001; Ramírez-Pulido *et al.*, 1994; Sánchez-Cordero, 2001; Sánchez-Hernández *et al.*, 2001; Valenzuela y Ceballos, 2000).

DIVERSIDAD DE ESPECIES

La fauna de mamíferos de México incluye a 522 especies nativas, que representan a 291 géneros, 47 familias y 12 órdenes (cuadro 1). Esto lo coloca entre los tres primeros lugares en diversidad mundial, junto con Brasil e Indonesia (Alho *et al.*, este volumen; Ceballos y Brown, 1995; Mittermeier *et al.*, 1997). Es importante indicar que en estimaciones anteriores sobre la riqueza de especies de mamíferos de México como Mittermeier *et al.* (1997) se ha omitido a los cetáceos, lo que ha dado como resultado subestimar el número de especies.

Cuadro 1. Diversidad y composición de especies de los mamíferos de México (modificado de Ceballos *et al.*, en prensa).

Orden	Familias	Géneros	Especies	Especies endémicas
Didelphimorphia	3	6	8	1
Xenarthra	2	4	4	0
Insectivora	2	6	31	18
Chiroptera	9	63	139	15
Primates	1	2	3	0
Carnívora	8	27	38	3
Cetacea	7	25	39	1
Sirenia	1	1	1	0
Perissodactyla	1	1	1	0
Artiodactyla	4	7	10	0
Rodentia	8	46	233	112
Lagomorpha	1	3	15	7
Total	47	191	522	157

El orden más diverso son los roedores con 233 especies (45%), seguido de los murciélagos (139 spp; 27%). Otros órdenes de alta riqueza de especies son los carnívoros, cetáceos, insectívoros y lagomorfos (Fig. 2). El número de especies por género arroja un patrón interesante, ya que aunque en promedio están representados por dos especies, existe una amplia variación con géneros monotípicos y algunos con números altos de especies como *Peromyscus* (46 spp), *Myotis* (19 spp), *Chaetodipus* (18 spp), *Neotoma* (17 spp), *Reithrodontomys* (13 spp), *Cryptotis* (13 spp) y *Sorex* (12 spp). Los géneros representados por una sola especie pertenecen a órdenes con pocos géneros o especies en México, tales como los perisodáctilos, sirenios, primates, xenartros y artiodáctilos. Los órdenes con una alta riqueza de especie en México, como roedores, insectívoros y lagomorfos, presentan un número relativamente alto de especies por género (4.9, 5.2 y 4.7 respectivamente). Algunos órdenes, sin embargo, muestran una tendencia evidente a poseer géneros monotípicos, aún estando representados por una alta diversidad especies en México. En este caso se encuentran los quirópteros, carnívoros y cetáceos (2.2, 1.4 y 1.6 especies por género, respectivamente). Los mamíferos marinos están

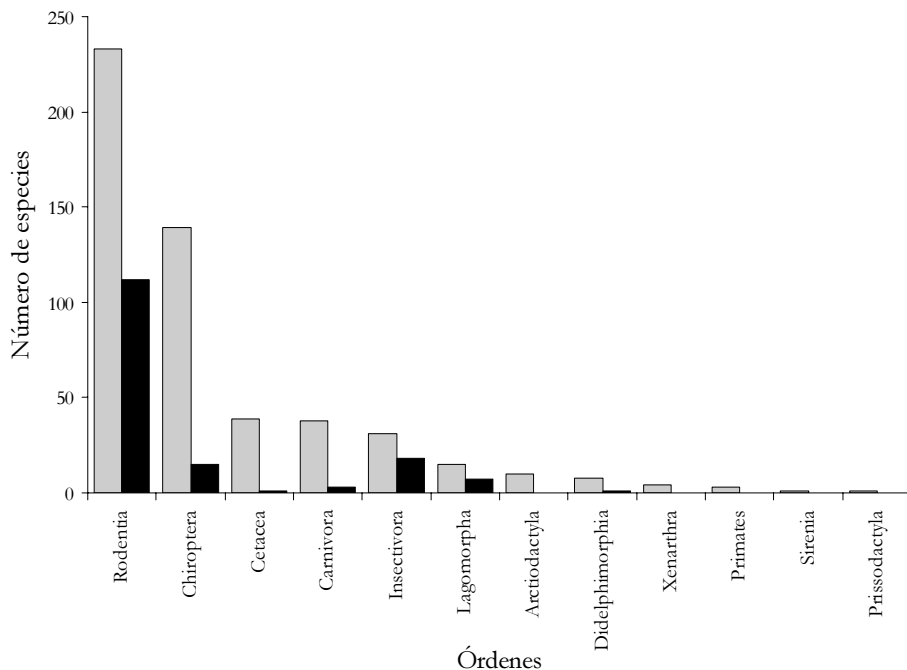


Figura 2. Riqueza específica (barras claras) y especies endémicas (barras oscuras) de los mamíferos de México.

representados por 3 órdenes, 11 familias, 32 géneros y 46 especies, que equivalen estas últimas al 9% de las especies de mamíferos del país (Torres *et al.*, 1995). El orden Cetacea es el mejor representado seguido por Carnívora y Sirenia. Las especies de mamíferos marinos de México representan el 40% del total mundial.

La diversidad de especies y géneros de los órdenes de mamíferos puede ser tomada como un indicador de su diversidad ecotípica. Mientras el plan estructural morfológico de los roedores, los lagomorfos y los insectívoros es muy similar entre las especies, los géneros, e incluso a veces entre las familias (ver por ejemplo Ojeda *et al.*, 2000), a pesar de que existen variaciones geográficas importantes en la estructura trófica del grupo de roedores, ésta es relativamente uniforme (Kelt *et al.*, 1999). Entre los quirópteros, los carnívoros y los cetáceos el plan morfológico muestra una muy alta diversidad. Los nichos tróficos utilizados por los roedores en

México se reducen a dos o tres, mientras que los lagomorfos y los insectívoros utilizan sólo uno, aunque en otras regiones los insectívoros pueden ser más diversos en este sentido (Churchfield *et al.*, 1999; Terry, 1981). Los nichos tróficos ocupados por los quirópteros son por lo menos cinco y frecuentemente son subdivididos con mayor detalle, dado su alto nivel de especialización (Herrera *et al.*, 1998; Soriano, 2000). En el caso de los carnívoros, se ha demostrado que este grupo puede ocupar por lo menos cuatro niveles tróficos distintos: frugivoría, insectivoría, piscivoría y carnivoría propiamente dicha, debido principalmente a la gran heterogeneidad en los tamaños de cada especie, y por separaciones en los nichos espacio-temporales (Ray y Sunquist, 2001), y los ocupados por los cetáceos son de tres a cinco y también abarcan un gradiente de tamaño de entre los más amplios para cualquier orden de animales (Kelly, 2000; Kenney *et al.*, 1997).

Endemismo

México es un país con un alto porcentaje de especies endémicas. De hecho, mantiene porcentajes de endemismos estadísticamente mayores a lo que se esperaría de un país de su territorio y similares a los observados en países insulares (Ceballos y Brown, 1995). Alrededor del 30% de las especies (157) y 4% de los géneros (*Megasorex* – Insectivora; *Musomycteris* – Chiroptera; *Pappogeomys*, *Zygogeomys*, *Osgoodomys*, *Megadontomys*, *Nelsonia*, *Neotomodon*, *Xenomys*, *Hodomys* – Rodentia; *Romerolagus* – Lagomorpha) son endémicos de México (Figs. 2 y 3). Los patrones de endemidad han sido tratados con detalle en otros estudios (Ceballos y Rodríguez, 1993; Ceballos *et al.*, 1998; Ramírez-Pulido y Müdespacher, 1987).

El mayor aporte de especies endémicas proviene de los roedores, lo que es de esperarse dada su muy elevada diversidad y su baja vagilidad, comparado con otros órdenes (cuadro 1). Las 112 especies de roedores endémicos a México, incluyen a 71 múridos, 14 heterómidos, 13 tuzas, 13 ardillas y un agutí. Le siguen los insectívoros, con 58% de las especies endémicas, de las cuales el 100% son musarañas. El resto de las especies endémicas pertenecen a murciélagos y otros cuatro órdenes. Es importante destacar que México es el único país del mundo que tiene un cetáceo endémico – la vaquita del Golfo de California (*Phocoena sinus*).

Los patrones de endemismo reflejan los orígenes biogeográficos de los mamíferos y su capacidad de dispersión. Los grupos con tendencias bajas a llevar a cabo movimientos amplios, como las tuzas y los insectívoros, son los que presentan el mayor porcentaje de endémicos; en contraste, los que llevan a cabo movimientos mayores, como los quirópteros, los carnívoros y los cetáceos



Figura 3. Géneros monoespecíficos de mamíferos endémicos de México. *Xenomys nelsoni* (superior) y *Romerolagus diazi* (inferior).

incluyen a un número reducido de especies endémicas (Ceballos y Rodríguez, 1993; Fa y Morales, 1993).

Tamaño Corporal

Los patrones relacionados con el tamaño corporal, expresados como la masa o peso, de los mamíferos de México han sido evaluados con detalle (Arita y Figueroa, 1999; Ceballos y Navarro, 1991; Ceballos *et al.*, 1998; Torres *et al.*, 1995), por lo que aquí presentamos una síntesis de esa información, enfatizando la distribución de los tamaños corporales (i.e. masas o pesos), las diferencias entre grupos taxonómicos y los patrones geográficos de distribución.

La distribución de los tamaños corporales es unimodal, con un sesgo a la derecha. La mayoría (66%) de las especies terrestres son de tamaños pequeños (hasta 100 g), con un intervalo de variación que va desde 3 ó 4 gramos en algunos murciélagos y musarañas, hasta 450 kg en bisontes (*Bison bison*), y un promedio de 9,404 g (Fig. 4; cuadro 2). Alrededor del 27% de las especies, representadas por marsupiales, primates, carnívoros, xenartros, roedores y lagomorfos, presentan tamaños intermedios, de entre 101 g y 10 kg. Sólo el 7% de las especies de carnívoros, perisodáctilos y artiodáctilos, son de tamaño grande (> 10 kg). Existen diferencias en la distribución de los mamíferos voladores (murciélagos) y los no voladores, ya que estos últimos presentan una variación de varios órdenes de magnitud más amplia que los murciélagos (Arita y Figueroa, 1999). En los mamíferos marinos, que son en promedio de mayor talla que los terrestres, existe una variación de alrededor de 46 kg en la vaquita marina (*Phocoena sinus*) hasta 190 toneladas en la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), especies que son la de menor y mayor tamaño a nivel mundial, respectivamente (Torres *et al.*, 1995).

La mayoría de las especies endémicas son, como es de esperar, de tamaño pequeño (< 100 g; cuadro 2), con diferencias significativas entre las especies endémicas y no endémicas, ya que el tamaño promedio es 287 y 9,393 g para cada grupo de especies, respectivamente (Ceballos y Rodríguez, 1993; Ceballos *et al.*, 1998). Los endémicos de tamaño pequeño incluyen a musarañas, murciélagos y roedores. Los de tamaño medio incluyen a tuzas, ardillas y algunas ratas, mientras que los de mayor tamaño sólo incluyen a tres carnívoros (e.g. *Spilogale pygmaea*), siete lagomorfos (e.g. *Lepus flavigularis*) y un roedor, el agutí negro (*Dasyprocta mexicana*). La única especie de mamífero marino endémica de México, la vaquita (*P. sinus*), se encuentra en esta categoría.

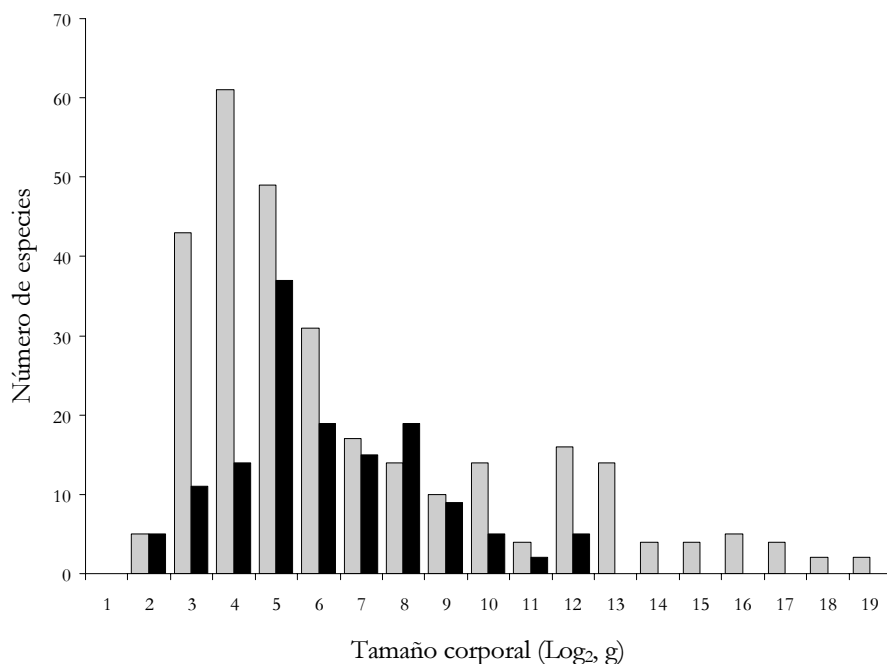


Figura 4. Distribución del tamaño corporal de los mamíferos de México. Las barras claras indican el total de especies y las barras oscuras indican a las especies endémicas. Los rangos van de 2 g (categoría 2) a más de 450 kg (categoría 19).

La distribución de frecuencias de los tamaños corporales de los mamíferos terrestres de México muestra una gran variación a diferentes escalas geográficas (Arita y Figueroa, 1999). La distribución tiende a hacerse más uniforme a escalas regionales y locales, evaluadas en cuadrantes de 4, 2, 1 y $1/2$ grados, tal como se esperaría de acuerdo a lo observado a una escala continental (Brown y Nicoletto, 1991).

Gremios Tróficos

Una manera simple de evaluar las relaciones tróficas de los mamíferos es clasificarlos en gremios o categorías de alimentación generales. En este trabajo hemos seguido las siete categorías amplias empleadas por Ceballos y Navarro

Cuadro 2. Tamaños corporales y rangos de distribución geográficos de los mamíferos terrestres de México (modificado de Ceballos *et al.*, 1998). En este análisis no se incluyen algunas especies descritas o registradas en México después de 1997.

Grupo de especies	N	Rango geográfico promedio (km ²)	Tamaño corporal promedio (g)
1) Todas las especies	461	428,407	9,404
Endémicas	147	64,561	287
No endémicas	314	427,183	9,393
2) Especies de distribución restringida	161	10,090	624
Endémicas	100	8,463	235
No endémicas	61	11,461	9,270
Especies de amplia distribución	300	474,732	11,149
Endémicas	47	181,843	262
No endémicas	253	525,187	11,465
3) Especies en riesgo de extinción	96	159,199	24,734
Endémicas	49	9,495	411
No endémicas	47	335,365	32,701
Especies fuera de riesgo	365	397,811	1,764
Endémicas	98	117,659	220
No endémicas	267	485,199	2,256

(1991), debido a que el conocimiento de la dieta de muchas es muy pobre. La mayoría de las especies son, en general, herbívoras (245 spp, 51%); esta categoría incluye a conejos, liebres, ratones, algunas ardillas y tuzas, y los grandes mamíferos como venados, berrendos, tapires y bisontes. Le siguen las especies insectívoras (138, 29%), representadas por musarañas, topes, murciélagos, osos hormigueros y algunos roedores. Las otras categorías tróficas están representadas por un número menor de especies. Los frugívoros (38, 8%) incluyen a monos, algunos marsupiales, ardillas, agutíes y tepezcuintles. Los carnívoros (27, 6%) incluyen a cánidos, felinos, osos, mustélidos y algunos murciélagos. Los omnívoros (15, 3%) están representados por tlacuaches, zorrillos, zorras y algunos roedores. Finalmente, algunos murciélagos son nectarívoros (10, 2%) o hematófagos (3, >1%).

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

Los mamíferos mexicanos proporcionan un ilustrativo ejemplo, tal vez único en el mundo, de lo que representa una fauna muy diversa resultado de la mezcla de dos regiones biogeográficas cuyos límites están completamente contenidos dentro de las fronteras de este país, que además tiene una gran heterogeneidad ambiental. En el territorio de México están incluidos los límites de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, que se interdigitan aproximadamente en los 24 grados de latitud norte, incorporando alrededor de un 60 y un 40% del territorio en cada región, con una zona de transición de tamaño variable en su región intermedia (Fa y Morales, 1993; Goldman y Moore, 1946). Si clasificamos a las especies por sus afinidades (Neártica-Neotropical), el 29.3% (153 spp) están asociados a la región Neártica, 28.2% (147) a la región Neotropical, 12.5% (65) son compartidas y 30.0% (157) son endémicas al país (Arita y Ceballos, 1997; Ceballos *et al.*, en prensa).

La distribución actual de los mamíferos de México es resultado, en gran parte, de las respuestas de las especies a los cambios climáticos del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano. El entendimiento de los profundos efectos de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno en los patrones de distribución de los mamíferos de México es incipiente. Recientemente, Ceballos y Arroyo (en prensa) analizaron estos temas con base de los registros fósiles del Pleistoceno tardío y el Holoceno, incluyendo la diversidad y composición de la estructura de comunidades, qué especies se extinguieron y si hubo patrones generales en las respuestas individualistas de las especies.

Los resultados más generales indican que hubo extinciones diferenciales al nivel de órdenes, familias, géneros y especies, con un impacto severo en las especies con masas corporales mayores de 100 kg, que incluyeron a todos los proboscidos y la mayoría de los herbívoros, como los mamutes (*Mammuthus columbi*), mastodontes (*Mammuth americanum*), gonfoterios (*Cuvieronius* sp), camellos (*Camelops hesternus*), caballos (e.g. *Equus conversidens* y *E. mexicanus*) y berrendos pleistocénicos (e.g. *Stockoceros conklingi* y *Capromeryx* sp). El efecto de estas extinciones diferenciales es muy evidente en las comunidades actuales, ya que las del Pleistoceno tardío eran más diversas que las presentes. Los ensamblajes de especies actuales son relativamente recientes. Finalmente, la presencia de especies relicto apoya la hipótesis de grandes filtros biogeográficos y de importantes centros de especiación en rangos geográficos aislados. Los filtros permitieron el paso diferencial de especies, determinado parcialmente la composición de especies actual. Ejemplos de estos filtros son el del este de Estados Unidos – Sierra Madre Oriental (con

especies como *Glaucomys volans*, *Microtus quasiater* y *Scalopus aquaticus*); el de las montañas Rocallosas en el centro-oeste de Estados Unidos – Sierra Madre Occidental (e.g. *Sciurus aberti*, *Spermophilus madrensis* y *Microtus pennsylvanicus*); el del centro de Estados Unidos – norte de México (e.g. *Cynomys mexicanus*, *Peromyscus nasutus* y *Onychomys torridus*); y el del Eje Neovolcánico – Sierra Madre del Sur (e.g. *Sorex saussurei*, *Reithrodontomys microdon*, *Peromyscus furvus* y *Glaucomys volans*).

Las zonas más importantes de especiación incluyen a las islas del Golfo de California, al Eje Neovolcánico, a las selvas secas del occidente y a la Sierra Madre del Sur (Ceballos *et al.*, 1998; Fa y Morales, 1993; Goldman y Moore, 1946; Harris *et al.*, 2000; Sullivan *et al.*, 2000). Contienen alrededor del 75% de los endémicos, mientras que el resto de los endémicos habitan los desiertos y sierras del centro-norte o noreste del país y otras islas en el Pacífico o el Caribe. En general estas regiones coinciden con una alta incidencia de especies endémicas en otros grupos de vertebrados, incluyendo aves, reptiles y anfibios, reafirmado estos patrones e indicando procesos causales similares (e.g. Hanken y Wake, 1998).

En el bosque tropical seco del Pacífico las 34 especies de mamíferos endémicos representan un 23% del total de endémicos mexicanos (Fig. 5). El grupo de endémicos del bosque tropical seco es el más diverso, con seis órdenes de mamíferos, dominados por once murciélagos (33%) como *Musonycteris harrisoni* y 17 roedores (50%) como *Xenomys nelsoni*. Es interesante resaltar el alto número de murciélagos y al zorrillo pigmeo (*Spilogale pygmaea*) que es el único carnívoro endémico del territorio continental de México.

En el Eje Volcánico Transversal, los endémicos incluyen a 35 especies que representan un 23% de los endémicos de México. Éstas están dominadas por los roedores con 29 especies (83%), lo cual no es sorprendente dadas las afinidades biogeográficas de ese grupo, principalmente con la región Neártica. Los otros dos grupos incluyen a los insectívoros con cuatro especies y los lagomorfos con dos.

En la Península e Islas del Golfo de California, los endémicos incluyen a 22 especies (15% del total), 18 de las cuales son, como cabría esperar, roedores pequeños asociados con las zonas áridas. Finalmente, las montañas de la Sierra Madre del Sur en Guerrero, Oaxaca y Chiapas mantienen a 22 especies (14% del total).

El resto de los endémicos representan un grupo ecléctico que incluye a 60 especies (38%), entre los que destacan 42 roedores (70%), 11 insectívoros (18%) y varios otros grupos. Esta composición es indicativa de faunas de afinidades neárticas, lo cual se explica porque la mayoría de estos otros grupos habitan en las montañas del noreste y del sur de México precisamente hasta los extremos fragmentados de la Región Neártica, claramente dentro de la Región Neotropical pero a altitudes

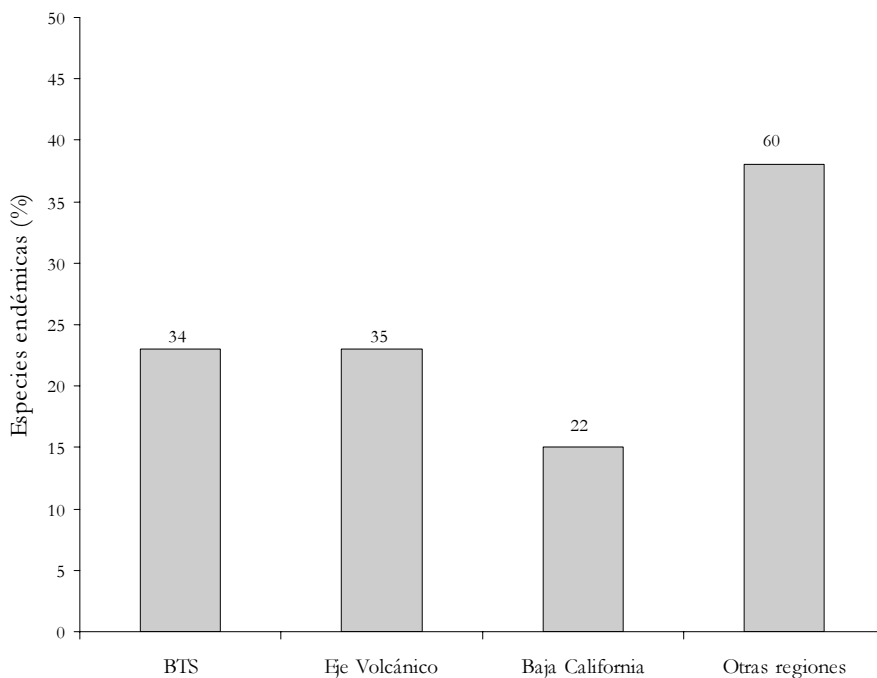


Figura 5. Distribución de las especies endémicas en México, de acuerdo con los biomas que contienen un mayor número de ellas. BTS indica el bosque tropical seco del Pacífico; Eje Volcánico se refiere al Eje Transversal Volcánico; Baja California indica la península de Baja California y las islas del Golfo de California; otras regiones indican al resto de los endémicos del país.

mayores a 1,000 metros, logrando así climas templados y tipos de vegetación afines a los derivados del norte del Continente.

Patrones de distribución

La distribución de los mamíferos de México, excluyendo a las especies marinas, muestra un patrón latitudinal típico, en donde las mayores concentraciones de especies por unidad de área se localizan en las latitudes más ecuatoriales (Ceballos y Navarro, 1991; Ceballos *et al.*, 1998). Por ejemplo, el número de especies en

cuadrantes de 0.5 grados aumenta de 31 especies en el Vizcaíno en Baja California, a 80 y 145 especies en el Eje Neovolcánico, y hasta 168 especies en las selvas tropicales de Chiapas (Fig. 6). La mayoría de los órdenes muestran un patrón similar, con algunas excepciones como insectívoros y roedores, en donde la mayoría de las especies se concentran en latitudes intermedias (Fig. 6). La distribución de las especies endémicas es muy diferente, ya que se concentran en otras regiones del país, con números bajos en las regiones tropicales del sureste (Fig. 7; Ceballos y Rodríguez, 1993).

Los mamíferos terrestres ocupan, en promedio, áreas de distribución de alrededor del 25% de la superficie del país (cuadro 2), aunque existe una enorme variación con especies como el puma (*Puma concolor*) que habitan en todo el país y especies como el ratón *Microtus pennsylvanicus* que habita un área menor de 100 hectáreas. Existen diferencias interesantes entre grupos de especies. Las especies endémicas ocupan, en promedio, áreas mucho más pequeñas, equivalentes a sólo el 3% del territorio nacional. Las especies con una distribución restringida, que incluyen a 161 especies endémicas como el perro llanero (*Cynomys mexicanus*) o de distribución marginal en México, como el bisonte (*Bison bison*) en la frontera norte y el murciélago *Eumops hansae* en la frontera sur, ocupan rangos geográficos realmente pequeños, equivalentes a menos del 1% del territorio del país. Estas especies son muy vulnerables a la extinción (Ceballos *et al.*, 1998). Finalmente, las especies consideradas en riesgo de extinción presentan áreas de distribución geográfica significativamente menores que las especies fuera de riesgo.

CONSERVACIÓN

La conservación de los mamíferos de México se basa en tres ejes fundamentales, que son las legislaciones sobre las especies en riesgo de extinción, la protección de áreas naturales protegidas y el uso de las especies consideradas fuera de riesgo.

Con relación a las especies en riesgo, un problema fundamental para su protección es la falta de información adecuada acerca de su distribución geográfica y su tamaño poblacional actual. En un esfuerzo por establecer el estado de conservación de todos los mamíferos de México se han desarrollado varios métodos para determinar el grado de vulnerabilidad, que utilizan características biológicas de las especies, indicadores de impacto antrópico e información de campo (Ceballos y Navarro, 1991; SEMARNAT, 2002). Los resultados de esos análisis indican que el estado de conservación de los mamíferos de México es poco

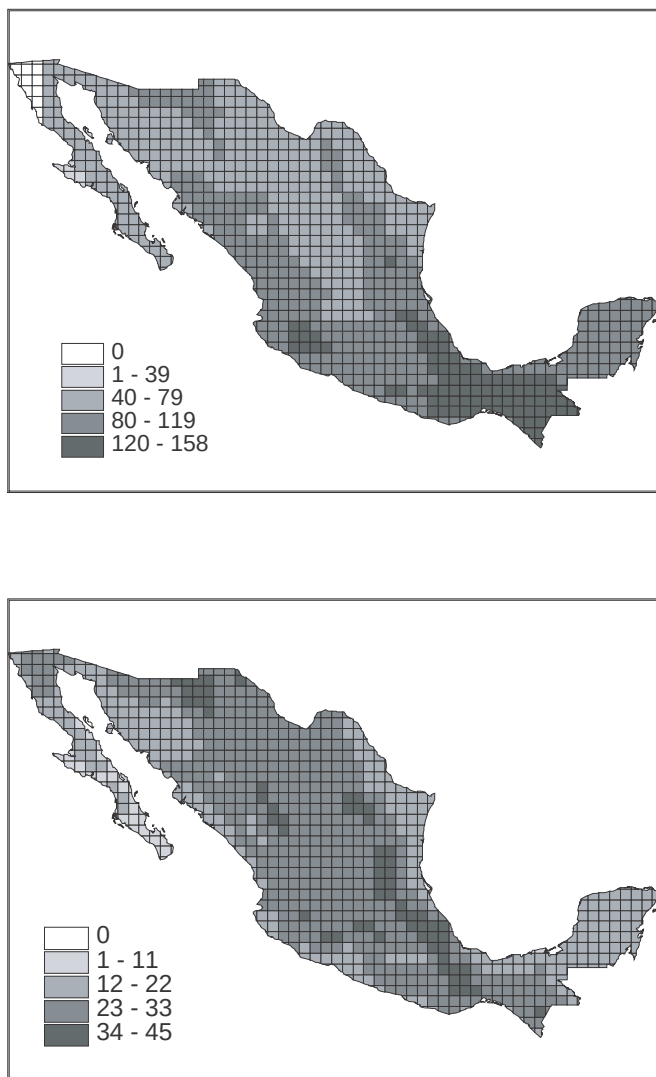


Figura 6. Patrones latitudinales de la diversidad de los mamíferos de México, comparando la diversidad total (superior) con los roedores (inferior), en cuadros de 0.5 grados. Es notable la diferencia en los patrones.

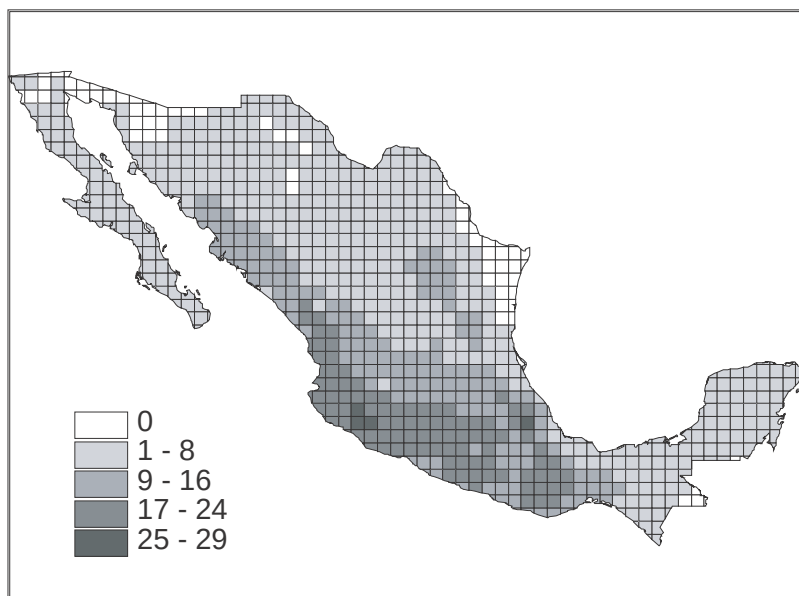


Figura 7. Patrones latitudinales de la diversidad de los mamíferos endémicos de México, en cuadros de 0.5 grados. Es claro que el patrón es muy diferente al presentado por el total de especies.

alentador, ya que alrededor del 30% de las especies se encuentran amenazadas o en peligro de extinción, y por lo menos 13 han desaparecido del territorio nacional en el último siglo. La magnitud de la crisis de la extinción es aún más severa si se considera la extinción de poblaciones (y subespecies), debido a que la mayoría de las especies, tanto las consideradas en riesgo como las relativamente comunes, han perdido numerosas poblaciones (ver Ceballos y Ehrlich, 2002 para una revisión del tema). La perspectiva de supervivencia de muchas de las especies en peligro de extinción es mínima si no se logran frenar o revertir los factores de deterioro y no se instrumentan planes adecuados de manejo, que contemplen estrategias de recuperación.

Especies extintas y en riesgo de extinción

La Norma Mexicana de especies en peligro de extinción, recientemente actualizada, indica que 295 especies y subespecies se catalogan como amenazadas o en peligro de extinción (SEMARNAT, 2002). En un gran acierto, esta clasificación incluye a especies que están en riesgo a nivel global como el conejo zacatuche (*Romerolagus diazi*) y el perro llanero mexicano (*Cynomys mexicanus*), o a nivel nacional como el berrendo (*Antilocapra americana*) y el metorito de Galeana (*Microtus pennsylvanicus*).

Es interesante indicar que los mamíferos mexicanos están subrepresentados en las listas internacionales de especies en riesgo. Por ejemplo, la más reciente lista de la UICN sólo incluye 83 especies (Hilton-Taylor, 2000). La mayoría de los taxa no incluidos son mamíferos pequeños. Por ejemplo, 37 murciélagos y 27 insectívoros están en la lista de SEMARNAT, y sólo 15 y 4 de estas especies, respectivamente, se enlistan en UICN.

El número de especies de mamíferos que se han extinguido o han desaparecido del territorio nacional se ha elevado en los últimos años (Baillie y Groombridge, 1996; Ceballos, 1993; Hilton-Taylor, 2000). En la primera evaluación completa sobre la situación de los mamíferos de México llevada a cabo en 1988 se reconocieron siete especies como extintas (Ceballos y Navarro, 1991), que aumentó a 11 casi diez años después (Ehrlich y Ceballos, 1997) y a 13 actualmente. Esa lista ha cambiado significativamente por dos razones principales. Por paradójico que parezca, en la última década varias especies que se consideraban extirpadas de México, se han recuperado naturalmente o con programas de manejo, como el ciervo americano o elk (*Cervus elaphus*), o han sido redescubiertas como el bisonte (*Bison bison*) se consideró extinto durante muchos años. Por otro lado, se han agregado a esa lista varias especies de roedores pequeños insulares o peninsulares (cuadro 3). Es importante resaltar el hecho de que de las especies consideradas extintas en 1988 (Ceballos y Navarro, 1991), se han recuperado tres especies grandes y carismáticas a través de acciones de manejo o por recuperación espontánea, mientras que 10 de las 13 extintas son roedores pequeños. La gran mayoría de esas extinciones pueden atribuirse a la acción de depredadores exóticos como gatos caseros que han sido introducidos a islas.

De las especies consideradas probablemente extintas, 10 representan extinciones globales por ser especies endémicas de México o por considerarse extintas de manera global como la foca monje del caribe (*Monachus tropicalis*), y el resto representan extinciones locales, ya que todavía existen poblaciones de esas especies en otros países. En la lista más reciente de la UICN se mencionan como extintas en México a

Cuadro 3. Especies de mamíferos de México extintas (o extirpadas) y críticamente en peligro. SITUACIÓN: CR = críticamente amenazada; EX = extinta; EX? = probablemente extinta. CAUSAS: SO = sobreexplotación; DH = destrucción y modificación del hábitat; CO = contaminación; IE = introducción de especies.

Orden	Situación	Causas			
<i>Bison bison</i>	CR	SO			
<i>Cervus elaphus</i>	CR	SO			
<i>Antilocapra americana</i>	CR	SO	DH		
<i>Procyon insularis</i>	EX?	SO	DH		
<i>Lutra canadensis</i>	CR	SO	DH	CO	
<i>Canis lupus</i>	EX	SO	DH		
<i>Ursus arctos</i>	EX	SO	DH		
<i>Monachus tropicalis</i>	EX	SO			
<i>Dipodomys gravipes</i>	EX		DH		
<i>Castor canadensis</i>	CR	SO	DH		
<i>Peromyscus pembertoni</i>	EX	¿?			
<i>Peromyscus guardia</i>	EX				IE
<i>Oryzomys nelsoni</i>	EX		DH		IE
<i>Microtus californicus</i>	CR		DH		
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	EX?		DH		IE
<i>Neotoma anthony</i>	EX				IE
<i>Neotoma bunkeri</i>	EX				IE
<i>Neotoma turneri</i>	EX?				IE
<i>Peromyscus madrensis</i>	EX				IE?
<i>Lepus flavigularis</i>	CR	SO	DH		IE
<i>Sylvilagus insonus</i>	CR	SO	DH		

dos especies (*Myotis planiceps* y *M. milleri*) de murciélagos (Hilton-Taylor, 2000). Sin embargo, la desaparición de la primera no está confirmada y la segunda se considera una subespecie de *M. evotis* (Ceballos *et al.*, en prensa). A continuación se presenta una síntesis de esas especies (cuadro 3).

Canis lupus: El lobo mexicano se extinguió en estado natural en el suroeste de Estados Unidos, en Texas, Nuevo México y Arizona, y en el norte de México hace tres décadas. El último registro confirmado fue en 1978 en Durango (Ceballos y

Navarro, 1991). La población en cautiverio se ha recuperado y ya se ha reintroducido en Arizona.

Ursus arctos: El oso gris era una de las especies de carnívoros más abundantes en la frontera de México con Estados Unidos a finales del Siglo XIX. Sin embargo, la cacería indiscriminada y la destrucción de su hábitat causaron su extinción en México y el suroeste de Estados Unidos (Brown, 1985). Una pequeña población sobrevivió en la Sierra del Nido, donde el último ejemplar fue abatido en 1962. Registros no confirmados de ejemplares en la Sierra Madre Occidental en los límites de Sonora y Chihuahua persistieron hasta 1971 (Tinker, 1978).

Monachus tropicalis: Esta foca tropical se distribuyó a lo largo de toda la costa mexicana del Golfo de México, con diversos registros procedentes de islas cercanas a las costas de la Península de Yucatán. Al parecer su exterminio empezó durante la época de la Conquista de México por los españoles debido a su alto contenido de aceites y abundancia de carne (Timm *et al.*, 1997).

Dipodomys gravipes: Esta rata canguro era abundante en el Valle de San Quintín, en Baja California. El desarrollo de agricultura intensiva ha destruido casi totalmente el hábitat de la especie. Aunado a esto, la presencia de perros, gatos y ratas seguramente impactaron sus poblaciones.

Neotoma anthonyi: Esta rata endémica de la Isla Todos Santos fue abundante, pero la presencia de gatos domésticos fue la causa probable de su extinción (Mellink, 1992).

Neotoma bunker: Esta especie era endémica a Isla Coronados, y aparentemente fue exterminada por gatos introducidos por pescadores. Se le consideraba amenazada en 1991 (Ceballos y Navarro, 1991), pero un par de años después se confirmó que ya estaba extinta (Smith *et al.*, 1993).

Neotoma turneri: Esta rata era endémica de Isla Turner, en el Golfo de California, cerca de la costa de Sonora. Intensos muestreos en la isla indican que probablemente esta extinta (B. Tershie, com pers.). La causa de su probable extinción es la introducción de gatos.

Microtus pennsylvanicus: La población en México de esta especie estaba restringida a un área de aproximadamente 100 hectáreas, confinada a la vegetación inundada de los alrededores de un manantial en una zona muy árida en Ojo de Galeana, Chihuahua (Ceballos y Navarro, 1991). En 1988 todavía lo encontramos, pero después de esa fecha no lo hemos localizado a pesar de búsquedas intensas.

Oryzomys nelsoni: Esta rata se conoce por los 4 ejemplares que sirvieron para su descripción hace más de un siglo. Era endémica de la Isla María Madre, en el archipiélago de la Marías. Se desconocen las causas de su extinción pero se considera que desaparecieron por la introducción de ratas y cabras, que destruyeron su hábitat y las desplazaron, respectivamente (Wilson, 1991).

Peromyscus madrensis: Esta especie, que era endémica de las Islas Marías, está probablemente extinta. Al igual que *O. nelsoni*, la introducción de gatos y ratas es probablemente la causa principal de su desaparición.

Peromyscus pembertonii: Sólo se conocen 11 ejemplares colectados en 1931, que sirvieron de base para la descripción de la especie, que era endémica de la isla San Pedro Nolasco, localizada en el Golfo de California, frente a la costa de Sonora (Burt, 1932). Se desconocen las causas de su extinción (Ceballos y Navarro, 1991).

Peromyscus guardia: Este ratón era endémico de las islas Ángel de la Guarda, Mejía, Granito y Estanque en el Golfo de California. Es considerado probablemente extinto, a pesar de que existen esperanzas de que sobrevivan algunos ejemplares en Ángel de la Guarda (Mellink *et al.*, 2002). La causa de su extinción fue la introducción de gatos. Se ha documentado que la población de isla Estanque, que era numerosa hasta 1995, fue exterminada por un solo gato.

Las especies en peligro crítico de extinción son aquellas que presentan poblaciones extremadamente reducidas, de menos de 1,000 ejemplares. La mayoría de estas especies requiere de programas de manejo intensos para mantenerlas a largo plazo. Algunos ejemplos de tales especies se describen a continuación.

Bison bison: El bisonte se consideraba extinto en México. Sin embargo, en 1988 descubrimos una población silvestre de aproximadamente 100 individuos en la región de Janos – Casas Grandes, en el noroeste de Chihuahua, por lo que ahora se

le debe considerar críticamente amenazado. Estos animales se desplazan libremente entre Nuevo México y Chihuahua. El desarrollo de la región y la cacería furtiva son las principales amenazas para su conservación a largo plazo.

Phocoena sinus: La vaquita es el cetáceo más pequeño del mundo y el único que es endémico de un país. Se le encuentra exclusivamente en el Alto Golfo de California. Su población se estima entre 500 y 600 ejemplares, que se encuentran amenazados por la captura incidental en redes de barcos pesqueros.

Enhydra lutris: La nutria marina fue exterminada por la cacería excesiva de peleteros rusos y americanos hace más de un siglo (Ceballos y Navarro, 1991). Sin embargo, en años recientes ha recolonizado las costas de Baja California, donde hay registros en Isla Cedros y Bahía Magdalena (Rodríguez-Jaramillo y Gendron, 1996).

Lutra canadensis: Esta nutria de río es común en Estados Unidos y Canadá. Su distribución en México era marginal, confinada a los ríos Colorado y San Pedro en Sonora y el Río Bravo en Tamaulipas (Ceballos, 1985; Leopold, 1965). Se le consideraba extinta en México (Ceballos y Navarro, 1991), pero hay registros recientes en el Río Bravo en Coahuila (Gallo-Reynoso, 1997). Es posible que también sobreviva en los alrededores de la Presa la Amistad o en la Laguna Madre en Tamaulipas.

Mustela nigripes: el hurón de patas negras es una especie que no se había contemplado en listas anteriores de especies en riesgo en México, ya que sólo se conocía de restos subfósiles. Recientemente fue reintroducido en la región de Janos – Casas Grandes en Chihuahua (Pacheco *et al.*, 2002).

Procyon insularis: Este mapache, que es endémico de las Islas Marías, esta probablemente extinto. A pesar de varias expediciones en la última década, no se le ha encontrado. Se desconocen las causas de su desaparición, pero es probable que esté relacionada con la cacería indiscriminada y la pérdida de su hábitat.

Antilocapra americana: El berrendo es una especie que ha estado en peligro crítico por décadas. Actualmente existen menos de 1000 ejemplares, distribuidos en una amplia región del norte del país.

Sylvilagus insonus: Esta especie de conejo, que es endémico de Omiltemi, en Guerrero, se encuentra en peligro crítico de extinción por causas desconocidas, pero la cacería de subsistencia es seguramente un factor fundamental de su rareza. Es posible que sobreviva en los bosques templados de la región pero no hay registros recientes.

Causas de las extinciones

Las causas de la extinción de las especies de mamíferos de México son muy variadas, pero pueden atribuirse en su evaluación final al crecimiento desmedido de la población humana y a la desigualdad social, factores que han generado una explotación irracional de los recursos naturales (Challenger, 1998; Ehrlich y Ceballos, 1997). Los efectos más severos del deterioro sobre los mamíferos son la deforestación, la sobreexplotación y la introducción de especies exóticas. Es evidente que muchos otros factores como la contaminación juegan papeles relevantes en la desaparición de grupos o especies particulares de mamíferos.

La deforestación es, sin duda alguna, la causa principal de la desaparición de poblaciones y especies de mamíferos en México. Por desgracia, las tasas de deforestación en el país se encuentran entre las más elevadas del mundo. Se ha calculado que se pierden alrededor de 600,000 hectáreas de bosques y selvas anualmente, con la consiguiente pérdida del hábitat de los mamíferos (Velázquez *et al.*, 2002). Los ecosistemas más amenazados son las selvas tropicales, en especial la selva alta perennifolia, que tenía 22 millones de hectáreas a principios del siglo XX, y actualmente sólo le restan menos de 600,000 ha (Challenger, 1998). Otros ecosistemas con impactos severos son las selvas bajas, los manglares y los bosques mesófilos o de niebla.

Los efectos negativos de la destrucción y fragmentación de la vegetación natural se ven acrecentados por la sobreexplotación de las especies, debido a la cacería deportiva, la cacería de subsistencia y el tráfico de especies. Los impactos de estos factores, incluyendo al tráfico de especies, son considerables, pero su magnitud precisa es desconocida.

Finalmente, la introducción de especies es un problema poco evaluado pero que seguramente está impactando de manera negativa a muchas especies nativas. En México existen poblaciones ferales bien establecidas de especies domésticas, incluyendo a perros, gatos, burros, cerdos, cabras y conejos. Además, en las últimas décadas se han establecido poblaciones del borrego Audad (*Ammotragus lervia*), del jabalí europeo (*Sus scrofa*) y del coypú (*Myocastor coypus*; Arita y Ceballos, 1997). El

ejemplo más dramático del efecto de las especies introducidas es la probable extinción por un solo gato de la última población conocida de *Peromyscus guardia* (Fig. 8).

Áreas prioritarias para la conservación

Una preocupación genuina de los científicos y de otros sectores de la sociedad es reducir las tasas de extinción de especies. La conservación de las especies y ecosistemas en la mayoría de los países se ha basado en gran medida en la selección y establecimiento de reservas como parques nacionales, reservas de la biosfera, santuarios y refugios de fauna silvestre. Ante la escasez generalizada de recursos económicos y humanos en la última década han surgido propuestas diversas para definir las áreas prioritarias para la conservación, empleando métodos de complementariedad (heurísticos y de optimización) para maximizar el número de especies representadas en el menor número de áreas protegidas (e.g. Caldecott *et al.*, 1996; Pressey *et al.*, 1993; Rodríguez y Gaston, 2002). Estos métodos se basan en la idea de que se logrará una mayor efectividad en el uso de los recursos limitados si se destinan a las áreas con mayores concentraciones de especies en general, o de los grupos de especies más amenazados.

México es uno de los países en los que se tienen avances considerables en este aspecto (Ceballos, 1999). El análisis de las 30 áreas protegidas más importantes por su tamaño, ubicación y singularidad ecológica ha mostrado patrones muy interesantes, que se describen a continuación (Ceballos, 1999; Ceballos, en revisión). El 75% de las especies se encuentran representadas en reservas. Esto podría tomarse como una indicación de la efectividad del sistema de áreas naturales protegidas para la conservación de los mamíferos del país. Un análisis más detallado indica, sin embargo, que los grupos más amenazados, que incluyen a las especies endémicas y las en riesgo de extinción están subrepresentados en esas reservas, ya que sólo el 50 y 67% de sus especies, respectivamente, tienen poblaciones en alguna reserva. Es decir, el sistema de áreas protegidas no tiene bien representadas a las especies que son más vulnerables a la extinción, por lo que no está cumpliendo adecuadamente con su papel para proteger a la diversidad biológica del país. Otro punto a resaltar es que la mayoría de las especies representadas en reservas sólo se encuentran en una o dos reservas, lo que indica que se requieren otras reservas para proteger poblaciones adicionales, de tal forma que se reduzcan los riesgos de perder algunas especies por factores antrópicos o naturales.

El número de especies protegidas por reserva varía de alrededor de 33 en los bosques templados del Parque Nacional Desierto de los Leones en el centro del



Figura 8. *Peromyscus guardia* es una especie posiblemente extinta, que era endémica de cuatro islas en el Golfo de California (foto G. Ceballos).

país hasta 117 especies en las selvas tropicales lluviosas de la Reserva de la biosfera Montes Azules en Chiapas. Un análisis de complementariedad de las reservas indica que se necesitan 24 reservas para tener representadas a todas las especies (Fig. 9). Las reservas más importantes en este análisis, por su contribución con el mayor número de especies, se ubican en los principales biomas del país, e incluyen a las selvas tropicales húmedas (Reserva de la biosfera Montes Azules, Chiapas), las selvas secas del Pacífico (Reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco), los matorrales y pastizales áridos (Reserva de la biosfera Islas del Golfo, Baja California) y los bosques templados (Parque Nacional Ajusco). Finalmente, existen 13 áreas complementarias con las que se tendría representado al 98% de las especies de mamíferos si se decretaran como reservas (Fig. 9), como la región de Janos-Casas Grandes en Chihuahua.

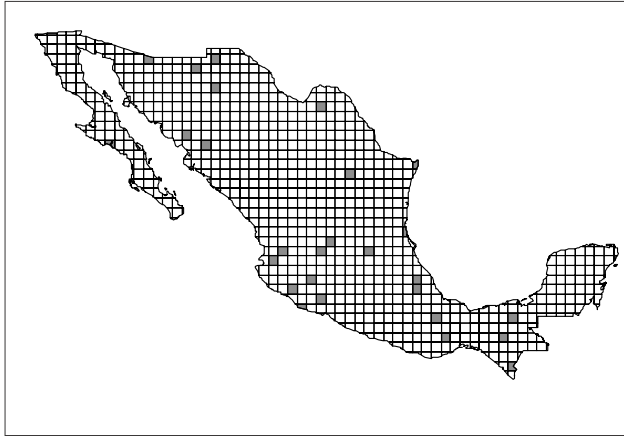
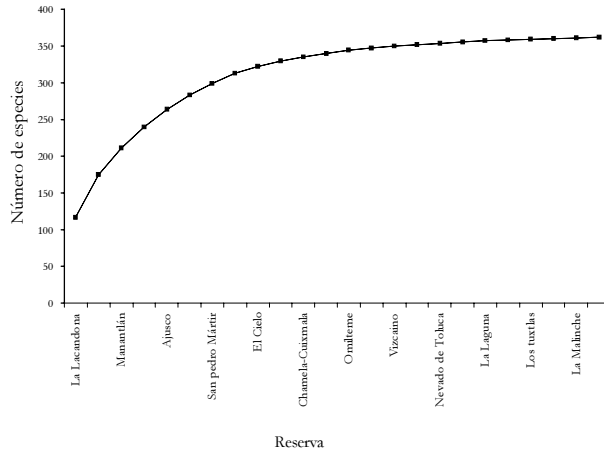


Figura 9. Selección de las reservas o regiones más importantes para la conservación de los mamíferos de México por su contribución de especies en las reservas establecidas (superior) o en las zonas que concentran a la mayoría de las especies sin representación en reservas (inferior). Los cuadros más oscuros representan las áreas prioritarias.

COMENTARIO FINAL

Tal vez el reto más fundamental de esta generación de mastozoólogos en México y Latinoamérica sea la conservación de la diversidad biológica, con las enormes implicaciones que esto representa para mantener los servicios ambientales y el bienestar de la población. El aumento de profesionales dedicados a la mastozoología y su creciente enfoque a resolver problemas aplicados con bases científicas sólidas, es una excelente indicación de que se está trabajando en la dirección correcta. Este esfuerzo, sin embargo, será insuficiente, por lo apremiante del tiempo y de la severidad del problema, si no está acompañado de respuestas de la magnitud correcta del Gobierno y sociedad civil, que logren establecer estrategias que contemplen a la diversidad biológica y los recursos naturales como ejes fundamentales del desarrollo, a la par de lo social, económico y político. Tales respuestas deberán integrar esquemas que acomoden las enormes presiones internacionales para la globalización con las necesidades nacionales, que deberían privilegiar la eliminación de la pobreza extrema, la destrucción de los recursos naturales y la pérdida de la diversidad biológica.

ABSTRACT

Because it is one of the earth's megadiversity countries, Mexico ranks as one of the top three countries by the number of mammal species, with 522. This great diversity has been explained by many factors, including the facts that Mexico comprises completely the limits between the Nearctic and Neotropical Regions, and its very complex topography with large and tall mountain ranges along both the east and west, as well as across the country. These factors determine that virtually all major vegetation types known can be found in Mexico, from mangroves and tropical forests to temperate grasslands, conifer forests, and alpine tundra. The study of Mexican mammals has a relatively long history that can be characterized by a decreasing influence by non-Mexican scientists and an increasing work carried out by Mexicans. The 522 Mexican mammal species are represented by 290 genera, 47 families, and 12 orders. The most species-rich order is rodents, followed by bats. There are 157 endemic species of mammals, representing about 30% of the total. 29% of the species have a Nearctic affinity, 28% Neotropical, and 12.5% are shared. Rodents and insectivores stand out because of their relatively large proportion of endemic species. 66% of the Mexican species have a body mass of less than 100 g, whereas about 7% have body masses of over 10 kg. Endemic species tend to have small body sizes compared to the rest of the Mexican species and 30% are endemic. The effect of the pleistocenic extinctions in the Mexican mammal fauna is evidenced by the reduced numbers of large-bodied species, and the presence of relictual species indicating the effects of biogeographical

filters. The most important speciation areas are the islands of the Gulf of California, the Transvolcanic Belt, the dry tropical forest of the west, and the Sierra Madre del Sur. Other groups of vertebrates support this observation. Mexican mammal species follow a typical latitudinal pattern where species richness is inversely correlated with latitude, except for the distribution of the endemic species and a couple of orders such as rodents and insectivores, which show their greatest richness at intermediate latitudes. Although the number of extinct species has increased from 7 a decade ago to 13; some species have recovered their populations, some, such as the elk and the black-footed ferret, due to reintroduction programs, and some, such as the sea otter and the bison, due to spontaneous recolonization or having been overlooked in the past. Introduced species of mammals are an important factor for the extinction and population reduction of native species. Exotic mammal species include not only commensals such as house rats and mice, dogs, and cats, but also free-ranging escaped species such as the Barbary sheep, the European boar, and the coyapu.

AGRADECIMIENTOS

Queremos hacer patente nuestro agradecimiento a Y. Domínguez, H. Zarza y G. Oliva por su ayuda en la preparación de este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, T. 1963. The recent mammals of Tamaulipas. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 14:363-473.
- Alvarez, T. y F. de Lachica. 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México. Pp. 219-302, en: *El escenario geográfico. Recursos naturales*. Secretaría de Educación Pública e Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F.
- Álvarez, T., S. T. Álvarez-Castañeda y M. González-Escamilla. 1997. *Localidades típicas de mamíferos terrestres de México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, D.F.
- Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 148:149-410.
- Aranda, M. e I. March. 1987. *Guía de los mamíferos silvestres de Chiapas*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz.
- Arita, H. T. y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México, distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2:33-71.
- Arita, H. T. y F. Figueroa. 1999. Geographic patterns of body-mass diversity in Mexican mammals. *Oikos*, 85:310-319.
- Arita, H. T. y P. Rodríguez. En prensa. Geographic range size, turnover rate, and the scaling of species diversity. *Ecogeography*.

- Arita, H. T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos-del Prado. 1997. Geographical range sizes and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology*, 11:92-100.
- Baker, R. H. 1956. Mammals of Coahuila, Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 9:125-335.
- Baker, R. H. 1991. The classification of Neotropical mammals – a historical résumé. Pp. 7-32, en: *Latin American Mammalogy. History, Biodiversity, and Conservation* (M. A. Mares y D. J. Schmidly, eds). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Baker, R. H. y J. K. Greer. 1962. Mammals of the Mexican state of Durango. *Publication of the Museum, Michigan State University, Biological Series*, 2:29-154.
- Baillie, J. y B. Groombridge. 1996. *1996 IUCN red list of threatened animals*. IUCN, Gland, Suiza.
- Brown, D. E. 1985. *The grizzly in the Southwest*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Brown, J. H. y P. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species assemblages: body masses of North American land mammals. *American Naturalists*, 138:1478-1512.
- Burt, W. H. 1932. Descriptions of heretofore unknown mammals from islands in the Gulf of California, Mexico. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 7:161-182.
- Caldecott, J. O., M. D. Jenkins, T. H. Johnson y B. Groombridge. 1996. Priorities for conserving global species richness and endemism. *Biodiversity and Conservation*, 5: 699-727.
- Castro-Campillo, A. y J. Ramírez-Pulido. 2000. Systematics of the smooth-toothed pocket gopher, *Thomomys umbrinus*, in the Mexican Transvolcanic Belt. *American Museum Novitates*, 3297:1-37.
- Ceballos, G. 1985. The importance of riparian habitats for the conservation of endangered mammals in Mexico. Pp. 96-100, en: *Riparian ecosystems their management: reconciling conflicting uses*. (Johnson, R. R., Ch. D. Ziebell, D. R. Patton, P.R. Ffolliott, and R. H. Hamre, eds). Proc. First North American Riparian Conference. USDA Forest Service, General Technical Report RM-120, Fort Collins, Colorado.
- Ceballos, G. 1993. Especies en peligro de extinción. *Revista Ciencias No. Especial*, 7:5-10.
- Ceballos, G. 1999. Conservación de los mamíferos de México. *Biodiversitas*, 27: 1-8.
- Ceballos, G. En revisión. Conservation priorities of Mexican mammals: protected species and reserve networks. *Ecological Applications*.
- Ceballos, G. y C. Galindo. 1984. *Mamíferos Silvestres de la Cuenca de México*. (Publicación #12 Instituto de Ecología). LIMUSA-Instituto de Ecología, México D.F.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp. 167-198, en: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity, and Conservation* (M. A. Mares y D. J. Schmidly, Eds). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. Pp. 87-198, en: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, Eds.). Publicaciones Especiales No. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología A.C., México D.F.

- Ceballos, G. y J. H. Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology*, 9:559-568
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. *Guía de los mamíferos de la Costa de Jalisco, México/ A field guide to the mammals to the Jalisco coast, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. y Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Ceballos, G. y P. R. Ehrlich. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science*, 296: 904-907.
- Ceballos, G. y J. Arroyo-Cabral. En prensa. The effect of Pleistocene Environmental changes on the distribution and community structure of mammals in Mexico. *Quaternary Research*.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecological Applications*, 8:8-17.
- Ceballos, G., G. Oliva y H. Arita. En prensa. *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO – Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México*. CONABIO-UNAM-Sierra Madre, México D.F.
- Churchfield, S., V. A. Nesterenko y E. A. Shvarts. 1999. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews (Insectivora: Soricidae) in the Russian Far East. *Journal of Zoology, London*, 248:349-359.
- Conroy, V. C. J., Y. Hortelano, F. A. Cervantes y J. A. Cook. 2001. The phylogenetic position of southern relictual species of *Microtus* (Muridae: Rodentia) in North America. *Mammalian Biology*, 66:332-344.
- Dalquest, W. W. 1953. Mammals of the Mexican state of San Luis Potosi. *Louisiana State University, Biological Studies, Scientific Series*, 1:1-229.
- Demastes, J. W., T. A. Spradling, M. S. Hafner, D. J. Hafner y D. L. Reed. 2002. Systematics and phylogeography of pocket gophers of the genera *Cratogeomys* and *Pappogeomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22:144-154.
- Díaz de León, J. 1905. *Catálogo de los Mamíferos de la República Mexicana*. Imprenta de Ricardo Rodríguez Romo, Aguascalientes.
- Ehrlich, P.R. y G. Ceballos. 1997. Población y medio ambiente: ¿que nos espera?. *Revista Ciencias*, 48:19-30.
- Estrada, A., S. Juan-Solano, T. O. Martínez y R. Coates-Estrada. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48:167-183.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. Pp. 319-361 en: *Biological Diversity of Mexico. Origins and distribution* (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa, editores). Oxford University Press, New York.
- Gallo-Reynoso, 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.

- Goldman, E. A. 1951. Biological investigations in Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 115:1-476.
- Goldman, E. A. y R. T. Moore. 1946. Biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 26:347-360.
- Guevara-Chumancero, L. M., R. López-Wilchis y V. Sánchez-Cordero. 2001. 105 años de investigación mastozoológica en México (1890-1995): una revisión de sus enfoques y tendencias. *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*, 83:35-72.
- Hall, E. R. y W. W. Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 14:165-362.
- Hanken, J. y D. B. Wake. 1998. Biology of tiny animals: systematics of the minute salamanders (*Thorius*: Plethodontidae) from Veracruz and Puebla, Mexico, with description of five new species. *Copeia*, 1998:312-345.
- Harris, D., D. S. Rogers y J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia; Muridae) based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Ecology* 9:2129 – 2135.
- Herrera, L. G., T. H. Fleming, y L. S. Sternberg. 1998. Trophic relationships in a neotropical bat community: a preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. *Tropical Ecology* 1:23-29.
- Hilton-Taylor, C. 2000. *2000 IUCN red list of threatened species*. IUCN, Glanz, Suiza.
- Jau-Mexia, N., O. J. Polaco y J. Arroyo-Cabral. 2000. New mammals for the Pleistocene of Zacatecas, Mexico. *Current Research in the Pleistocene*, 17:124-125.
- Jiménez-Guzmán, A., M. A. Zúñiga-Ramos y J. A. Niño-Ramírez. 1999. *Mamíferos de Nuevo León, México*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León.
- Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78:1-27.
- Kelt, D.A., K. Rogovin, G. Shenbrot y J.H. Brown. 1999. Patterns in the structure of Asian and North American desert small mammal communities. *Journal of Biogeography*, 26:825-841.
- Kenney, R. D., G. P. Scott, T. J. Thompson y H. E. Winn. 1997. Estimates of prey consumption and trophic impacts of cetaceans in the USA northeast continental shelf ecosystem. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Scienc*, 22:155-171.
- León P., L. 1994. XXVI. Algunos aspectos de la taxonomía mastozoológica en México: historia, problemática y alternativas. Pp. 485-504, en: *Taxonomía biológica* (J. Llorente B. e I. Luna, compiladores). Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Leopold, A. S. 1965. *Fauna silvestre de México: aves y mamíferos de caza*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D.F.
- López O., E. y J. Ramírez-Pulido. 1999. VI. La zoología en México. Contribuciones, estado actual y perspectivas. Pp. 212-254, en: *Las ciencias naturales en México* (H. Aréchiga y C. Beyer, coordinadores). Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

- López-Wilchis, R. y J. López Jardines. 1995. Bases de datos para colecciones mastozoológicas. *Ciencia*, 46:298-308.
- López-Wilchis, R. y J. López Jardines. 1998. *Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá*. Volumen 1. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, México, D.F.
- López-Wilchis, R. y J. López Jardines. 1999. *Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá*. Volumen 2. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, México, D.F.
- López-Wilchis, R. y J. López Jardines. 2000. *Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá*. Volumen 3. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, México, D.F.
- Martín del Campo, R. 1941. Ensayo de interpretación del libro undécimo de la historia de Sahagún, III. Mamíferos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 12:489-506.
- Medellín, R. y G. Ceballos (Editores). 1993. *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones Especiales No. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología A.C., México, D.F.
- Medellín, R. A., A.L. Gardner y J. M. Aranda. 1998. The taxonomic status of the Yucatán brown brocket, *Mazama pandora* (Mammalia: Cervidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111:1-14.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14:1666-1675.
- 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 Sciences*, 91:137-140.
- Mellink, E. y P. S. Martin. 2001. Mortality of cattle on a desert range: paleobiological implications. *Journal of Arid Environments*, 49:671-675.
- Mellink, E. G. Ceballos y E. Luevano. 2002. Population demise and extinction threat of the Angel de la Guarda deer mouse (*Peromyscus guardia*). *Biological Conservation*, 108:107-111.
- Mittermeier, R. A. y C. Goettsch de M. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. Pp. 63-73, en: *México ante los retos de la biodiversidad* (J. Sarukhán y R. Dirzo, eds). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Mittermeier, R. A., P. Robles G. y C. Goettsch de M. 1997. *Megadiversidad. Los países biológicamente más ricos del mundo*. Agrupación Sierra Madre, S. C. y CEMEX, México, D. F.
- Ojeda, R.A., P.G. Blendinger, y R. Brandl. 2000. Mammals in South American drylands: faunal similarity and trophic structure. *Global Ecology and Biogeography*, 9:115-123.
- Ortega, J. y H. T. Arita. 2000. Defence of females by dominant males of *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera : Phyllostomidae). *Ethology*, 106:395-407.

- Pacheco, J., G. Ceballos y R. List. 2002. Reintroducción del hurón de patas negras en las praderas de Janos, Chihuahua. *Biodiversitas*, 42:1-5.
- Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285:1265-1267.
- Polaco, O. J., J. Arroyo-Cabrales, E. Corona-M. y J. G. Oliva-López. 2001. The American Mastodon *Mammot americanum* in Mexico. Pp. 237-242, en: *La Terra degli Elefanti*. (G. Cavarretta, P. Gioia, M. Mussi y M. R. Palombo, editores). Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma.
- Pressey, R.L., C.J. Humprey, C.J. Margules, C.R. Vane-Wright y P. H. Williams. 1993. Beyond opportunism: key for principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution* 8:124-128.
- Ramírez-Pulido, J. y M. C. Britton. 1981. An historical synthesis of Mexican mammalian taxonomy. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 94:1-17.
- Ramírez-Pulido, J. y C. Müdspacher. 1987. Estado actual y perspectivas del conocimiento de los mamíferos de México. *Ciencia*, 38:49-67.
- Ramírez-Pulido, J., D. F. Ran y A. Castro-Campillo. 1994. Análisis multivariado estatal de los mamíferos mexicanos con una modificación al Algoritmo de Peters. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 45:61-74.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, M. A. Almeida y A. Salame-Méndez. 2000. *Bibliografía reciente de los mamíferos de México 1994-2000*. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F.
- Ray, J. y M. Sunquist. 2001. Trophic relations in a community of African rainforest carnivores. *Oecologia* 127:395-408.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner y L. F. Alexander. 2000a. Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: historical vicariance of the Baja California Peninsular desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17:161-172.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner y L.F. Alexander. 2000b. Phylogeography and systematics of *Peromyscus eremicus* species group and historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17:145-160.
- Rodríguez, A. y K. Gaston. 2002. Optimisation in reserve selection procedures – why not? *Biological Conservation*, 107:123-129.
- Rodríguez-Jaramillo, M. del C. y D. Gendron. 1996. Report of a sea otter, *Enhydra lutris*, off the coast of Isla Magdalena, Baja California Sur, México. *Marine Mammal Science*, 12:153-156.
- Ruedas, L. A. 1998. Systematics of *Sylvilagus* Gray, 1867 (Lagomorpha: Leporidae) from southwestern North America. *Journal of Mammalogy*, 79:1355-1378.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, D.F.

- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Pp. 129-145, en: *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución* (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa, eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 10:63-76.
- Sánchez H., O. 1985. Los mamíferos en las culturas antiguas de México. *Zacatuche*, 1:2-12.
- Sánchez-Hernández, C., M. L. Romero-Almaraz, H. Colín-Martínez y C. García-Estrada. 2001. Mamíferos de cuatro áreas con diferente grado de alteración en el sureste de México. *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*, 84:35-48.
- Saussure, H. De. 1993. *Voyage aux Antilles et au Mexique 1854-1856 présenté par Louis de Roguin et Claude Weber*. Editions Olizane, Ginebra, Suiza.
- Schmidly, D. J., R. D. Bradley y P. S. Cato. 1988. Morphometric differentiation and taxonomy of three chromosomally characterized groups of *Peromyscus boylii* from east-central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 69:462-480.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) 2002. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, 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*, 6 de marzo de 2002, 1-56.
- Smith, F.A., B. T. Bestelmeyer, J. Biari y M. Strong. 1993. Anthropogenic extinction of the endemic woodrat, *Neotoma bunkerii* Burt. *Biodiversity Letters* 1, 149-155.
- Simmons, N.B. y R.S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A neotropical lowland rainforest fauna part - 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237:1-219.
- Soriano, P. J. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos*, 13:1-20.
- Sterling, K.B. 1991. Two pioneering American mammalogists in Mexico: the field investigations of Edward William Nelson and Edward Alphonso Goldman, 1896 – 1906. Pp. 33-47, en: *Latin American Mammalogy. History, Biodiversity, and Conservation* (M. A. Mares y D. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Sullivan, J., E. Arellano y D. S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *The American Naturalists*, 155:755-768.
- Terry, C. J. 1981. Habitat differentiation among three species of *Sorex* and *Neurotrichus gibbsii* in Washington. *American Midland Naturalist*, 106:119-125.
- Tiemann-Boege, I., C. W. Kilpatrick, D. J. Schmidly y R. D. Bradley. 2000. Molecular phylogenetics of *Peromyscus boylii* species group (Rodentia: Muridae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16:366-378.

- Timm, R. M., R. M. Salazar y A. T. Peterson. 1997. Historical distribution of the extinct tropical seal, *Monachus tropicalis* (Carnivora: Phocidae). *Conservation Biology*, 11:549-551.
- Tinker, B. 1978. *Mexican wilderness and wildlife*. The University Texas Press, Austin.
- Torres, A., C. Esquivel y G. Ceballos. 1995. Diversidad y conservación de los mamíferos marinos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 1:22-43.
- 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.
- Velázquez, A. *et al.* 2002. Estado actual y dinámica de los recursos forestales de México. *Biodiversitas*, 41:8-15.
- Wilson, D. E. 1991. Mammals of the Tres Mariás Islands. Pp. 214-250, en: *Contributions to Mammalogy in honor of Karl F. Koopman* (T. A. Griffiths y D. Klingener, eds). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206:1-432.

MAMÍFEROS DE PANAMÁ

RAFAEL SAMUDIO, JR.

*University of Florida, Department of Zoology
Gainesville FL 32611, E.U.A.*

*Smithsonian Tropical Research Institute
Apartado 2072, Balboa, Panamá.*

INTRODUCCIÓN

La República de Panamá, pese a su reducida área, posee una rica fauna de mamíferos (Méndez, 1983a, 1994). Esta riqueza en mamíferos se debe a su posición geográfica, historia geológica y diversidad de hábitats. Con el surgimiento del Istmo de Panamá durante el Plioceno ~4 ma (Coates, 1997; Coates *et al.*, 1992) se estableció una conexión terrestre entre las Américas del Norte y Central con la América del Sur a la vez que se perdió la conexión marítima entre los Océanos Atlántico y Pacífico (Savage, 1974; Webb, 1976, 1978, 1985). En la región centro-americana la elevación del Istmo de Panamá y el cierre de la conexión marítima causó el establecimiento de un clima bien estacional (Graham, 1991), el cual coincidió con otros cambios topográficos, climáticos y vegetacionales a escala continental (Rosen, 1978; Toledo, 1982; van der Hammen, 1982; Webb, 1977, 1978). Como consecuencia de estos cambios ambientales en el continente, se establecieron tres corredores biológicos en Centro América. En el lado Pacífico se estableció un corredor más seco y relativamente frío de bosques y sabanas, mientras que en el lado Atlántico un corredor de bosque tropical y desde la Sierra Madre en México hasta la Cordillera Centroamericana y de los Andes un corredor de montaña (Colinvaux, 1996; Webb, 1976, 1978). A través de estos tres corredores biológicos se produjo lo que ha sido llamado “El Gran Intercambio Biótico Americano” (Stehli y Webb, 1985).

El intercambio en la fauna de mamíferos entre América del Norte y Sur, produjo un enriquecimiento en la diversidad de especies, principalmente en la región Neotropical (Webb, 1978, 1985). La fauna de mamíferos de Panamá es una composición de taxa de orígenes norte y suramericano, cuyas distribuciones son norte, centro y suramericana, y unas restringidas al país (Handley, 1972).

Pese a que los mamíferos son, después de las aves, los vertebrados mejor estudiados en Panamá (Méndez, 1983b), la mayor parte del país carece de inventarios detallados y de estudios ecológicos sobre estos vertebrados. Se considera que dos de las áreas principales de alta diversidad en mamíferos corresponden a los bosques de Bocas del Toro, al noroeste (por su gradiente altitudinal) y a los del Darién, al este del país (por su afinidad amazónica y andina). Este trabajo tiene como fin presentar el estado del conocimiento sobre los mamíferos en Panamá, al analizar y discutir su diversidad y conservación.

La República de Panamá tiene una ligera similitud con “S” acostada e invertida, y está situada en la porción terminal del Istmo Mesoamericano que une América del Norte y América del Sur entre los 77°15' y 83°30' O y los 7°10' y 9°40' N. Limita al norte con el Mar Caribe, al sur con el Océano Pacífico, al este con Colombia y al oeste con Costa Rica (Fig. 1). El Istmo de Panamá está interrumpido en su porción central por la franja acuática que constituye el Canal Interoceánico, el cual tiene una extensión de 83.1 km. La superficie de Panamá es de 77,082 km² con una topografía variada, siendo en su mayoría montañosa y accidentada. Las principales cadenas montañosas del istmo son la Cordillera Central, la Cadena Occidental, la Cordillera de San Blas y La Serranía del Sapo. La nación posee centenares de islas, entre las cuales se destacan las Islas de Coiba y de San Miguel como las de mayor tamaño, así como los Archipiélagos de Las Perlas, de Coiba, de San Blas y de Bocas del Toro. Aunque no existen en el país verdaderos desiertos, factores meteorológicos y humanos, entre otros, han producido en un área costera de Azuero, un alto grado de aridez, que la ha transformado en una área con condiciones semidesérticas (Méndez, 1987, 1993).

En forma general, el clima predominante del país es tropical, tanto en las áreas de sabanas, como de bosque lluvioso húmedo de las tierras bajas. La temperatura ambiental varía de 24 a 34°C. En las montañas el clima es subtropical. En Panamá sólo es posible distinguir una estación seca y otra lluviosa, determinadas respectivamente como períodos en los cuales la precipitación pluvial es casi nula o escasa, o abundante. Existen cinco tipos de climas según la clasificación de Köppen (Instituto Geográfico Nacional, 1988; Méndez, 1993): clima tropical muy húmedo, clima tropical húmedo, clima tropical de sabana, clima templado muy húmedo de altura y clima templado húmedo de altura.

Con relación a la vegetación, existen doce zonas de vida basadas en el sistema de Holdridge (1982; Tosi, 1971). Estas zonas de vida comprenden al bosque seco tropical, bosque húmedo tropical, bosque muy húmedo tropical, bosque seco premontano, bosque húmedo premontano, bosque muy húmedo premontano,

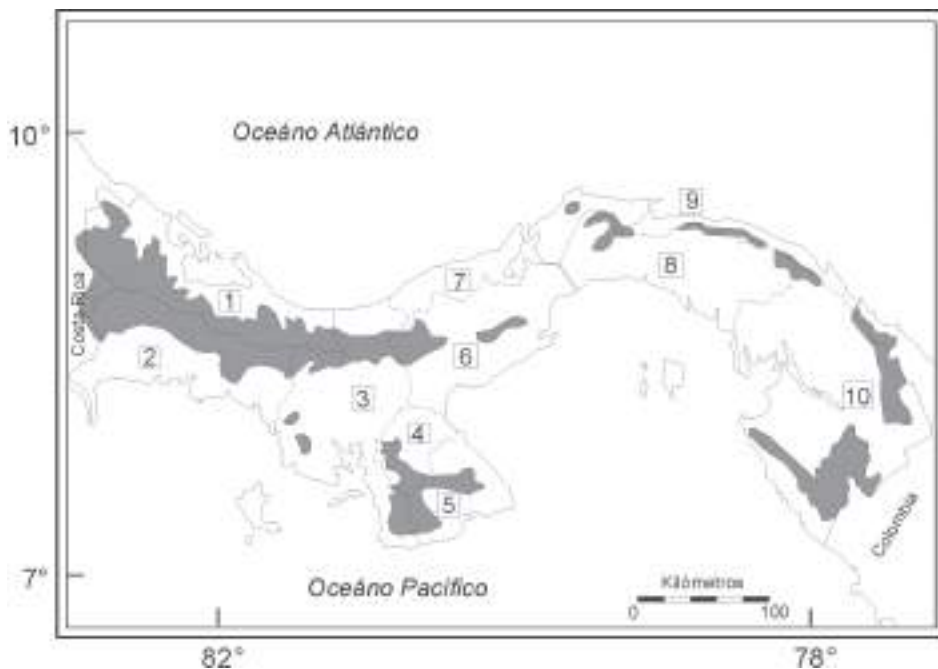


Figura 1. Mapa político de la República de Panamá. Las áreas oscuras representan elevaciones por arriba de los 1,000 msnm. Mapa modificado con permiso de E. Méndez (1987). Las provincias son Boca del Toro (1), Chiriquí (2), Veraguas (3), Herrera (4), Los Santos (5), Coclé (6), Colón (7), Panamá (8), San Blas (9) y Darién (10).

bosque pluvial premontano, bosque húmedo montano bajo, bosque muy húmedo montano bajo, bosque pluvial montano bajo, bosque muy húmedo montano, bosque pluvial montano. Además, existe la posibilidad de encontrar un área de subpáramo en las montañas del oeste de Panamá (Tosi, 1971).

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOOLÓGICO

A una escala nacional la fauna de mamíferos de Panamá ha sido muy poco estudiada. La mastofauna panameña todavía permanece desconocida cuando se compara con otros países de la región Neotropical. Este desconocimiento es posiblemente el resultado del patrón descrito por Baker (1991) para la mastozoología

en Latinoamérica. En Panamá se distinguen cuatro períodos en el estudio de los mamíferos: 1) El de las crónicas españolas, durante las conquistas y exploraciones en el Nuevo Mundo, 2) el del colonialismo científico, 3) el de los estudios norteamericanos en el Área del Canal (antigua Zona del Canal) (Baker, 1991; Escobar, 1987; Goldman, 1920; Handley, 1972; Hershkovitz, 1987) y 4) el de la (reciente) escuela panameña.

El período de las crónicas sobre la historia natural de Panamá, abarca los siglos XVI y XVII. Los cronistas escribían fabulosos relatos sobre la flora, la fauna y la geografía de América para informar a España y al resto de Europa. Entre los cronistas que escribieron sobre los mamíferos de Panamá destacan Pedro Mártir de Angliera, Gonzalo Fernández de Oviedo y Valdez, y José de Acosta (Escobar, 1987; Hershkovitz, 1987). Pedro Martir de Angliera (1455-1526), el más prestigioso cronista del descubrimiento, escribió la famosa obra de ocho volúmenes titulada "*Decada de Orbo Novo*". En esta obra reporta encuentros con murciélagos vampiros (*Desmodus*) en el Darién y menciona los conejos (*Sylvilagus*) y venados (*Mazama*) del Archipiélago de las Perlas. Otro famoso cronista fue don Gonzalo Fernández de Oviedo y Valdéz, quien describió varios mamíferos de Panamá en sus obras "*Sumario de la Natural Historia de las Indias*" y la "*Historia General y Natural de las Indias: Islas y Tierra Firme del Mar Oceano*". Con Fernández de Oviedo se inicia el estudio de las ciencias naturales en el Istmo de Panamá (Escobar, 1987). El sacerdote jesuita español José de Acosta (1539-1600), quien escribió la obra "*Historia Natural y Moral de las Indias*" al visitar Panamá, describió a los monos (*Ateles*) del área de Capiá, cerca de Nombre de Dios. Al final de ese período tenemos la participación del bucanero y cirujano inglés Lionel Waffer quien escribió "*A New Voyage and Description of the Isthmus of America*" (1699), en el cual trata algunos mamíferos observados; esta obra es considerada la primera relación exacta que ha sido publicada sobre Panamá (Escobar, 1987). El escocés Isaac Blackwell (1699) hizo una descripción sobre la provincia y bahía del Darién, y de la Laguna de Urabá, en donde comenta sobre el manatí (Escobar, 1987).

El período del colonialismo científico comprende el de los estudios o exploraciones científicas europeas del siglo XVIII a inicios del XX. En esa época se llevaron a cabo varias expediciones científicas a Panamá, entre ellas, la expedición de Alejandro Malaspina y Antonio Pineda en 1790, en la que participó un panameño miembro de la iglesia, Juan Franco quien además de escribir un documento, hizo una colección de plantas y animales. La expedición del naturalista inglés Hugh Cumming en 1829, visitó la isla de Taboga, el Archipiélago de las Perlas, la Bahía de Montijo y el Río Chiriquí, colectando plantas y animales (Escobar, 1987).

De relevancia es la participación del botánico alemán Berthold C. Seemann (1853), quien comentó sobre los mamíferos y fue probablemente el primero en describir a Panamá como un puente biológico (Heckadon-Moreno, 1998). En la obra "*Biologia Centrali-Americana*" (Godman y Salvin, 1879-1888) que cubría la América Central, colaboraron muchos panameños. En esta obra se reportan la flora y la fauna de áreas como Chiriquí y Veraguas (Escobar, 1987), y E. R. Alston (1879-1882) escribió sobre los mamíferos centroamericanos (Baker, 1991).

En las expediciones del Canal Francés a cargo de los Tenientes Lucien Napoleón Bonaparte Wyse y Armand Reclus hay relatos sobre la flora y fauna de Panamá, en especial la del Darién. En sus obras respectivas "*El Canal de Panamá*" y "*Exploraciones a los Istmos de Panamá y Darién en 1876-1878*" mencionan a cetáceos y otros mamíferos, como los manatís del Río Atrato y los jaguares melánicos. Uno de los primeros colectores de mamíferos fue T. Bridges, el cual colectó en Chiriquí en 1856, y cuyos ejemplares fueron reportados por Sclater. También visitó la región occidental de Panamá el viajero danés A. S. Öersted, al que se le dedicó el mono ardilla *Saimiri oerstedii*, por Reinhardt. Otro colector de mamíferos de esa época (1865-1870) fue E. Arce, de nacionalidad guatemalteca (Goldman, 1920).

La construcción y apertura del Canal de Panamá en 1914 por parte del gobierno de los Estados Unidos de América, representó un hecho muy importante para Panamá y el mundo. Este suceso no sólo trajo grandes beneficios para el comercio y la economía mundial, sino que también para el desarrollo de las ciencias naturales (Escobar, 1987). Es en este período cuando se inician los inventarios y estudios sistemáticos de mamíferos en el país (Handley, 1972), que fueron realizados principalmente por norteamericanos hasta 1980.

Durante la primera década de los 1900 se describió la fauna de la provincia de Chiriquí, las Islas de las Perlas y otras islas del Pacífico (Goldman, 1920). Entre los años 1900-1901, J. H. Batty visitó Panamá y colectó unos mil ejemplares de mamíferos, principalmente de la Isla de Coiba y de Chiriquí. Estos especímenes fueron descritos por O. Thomas y J. A. Allen en varias publicaciones. También por esa época H. T. Wilson colectó mamíferos, los cuales envió al Museo Británico en Londres. La descripción de los mamíferos de Chiriquí fue realizada y publicada por Bangs de ejemplares colectados por W. W. Brown a lo largo de un transecto altitudinal (190-3,100 msnm). En esta publicación se describió un nuevo género de ardilla, *Syntheosciurus*. En la siguiente década se colectaron y se describieron los mamíferos del Área del Canal y de sus áreas cercanas, así como también de la provincia del Darién (Goldman, 1920).

Thomas Barbour visitó Panamá a principio de 1900, colectando en el Área del Canal y en el Archipiélago de las Perlas, y posteriormente en los 1920 en el Darién. La colección de Barbour incluyó una gran representación de murciélagos. W. H. Osgood al visitar el Área del Canal (1912) en ruta a América del Sur colectó algunos mamíferos, principalmente murciélagos. Con este trabajo se redescubre el ratón panameño de bolsa, *Liomys adpersus* y se reporta por primera vez su hábitat.

Durante los años 1914-1915 se realizaron varias colectas en Panamá para el Museo Americano de Historia Natural (AMNH; Goldman, 1920). G. Shiras III, conocido estudioso y fotógrafo de los mamíferos norteamericanos, visitó el Área del Canal, concentrando su trabajo en el área del Lago Gatún. Shiras estaba acompañado por H. E. Anthony, quien aseguró varias colecciones de mamíferos. En 1914 el AMNH envió a W. B. Richardson a la región oriental de Panamá, donde el colectó mamíferos y aves en el Valle del Tuira. En Panamá, Richardson conoció a Anthony y a D. S. Ball, también del AMNH, con los cuales formó un equipo que viajó a varios sitios del Darién. Un informe general sobre los mamíferos colectados durante estas expediciones fue publicado por Anthony. Esta década de exploración y descubrimiento concluye con la magnífica publicación "*Mammals of Panama*" por Edward A. Goldman (1920), miembro de la Oficina de Inventario Biológico (Biological Survey Office) del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.

A finales de los 1920, R. K. Enders comenzó sus trabajos en Chiriquí y en la Isla de Barro Colorado (IBC) y sus resultados fueron publicados en 1935. En los 1930, B. P. Bole, Jr. colectó mamíferos y aves en la Península de Azuero. Los resultados de esta expedición fueron publicados por Aldrich y Bole (1937). En esa década, O. P. Pearson colectó mamíferos en el Darién. En 1940 y principios de la década de los 50's muy pocas colecciones de mamíferos fueron realizadas (Handley, 1972).

Después de la Segunda Guerra Mundial, se inició una era de estudios epidemiológicos, virológicos y de otros aspectos médicos, en los cuales los mamíferos fueron estudiados debido a su papel como reservorios de organismos patógenos. Resaltan las figuras de H. Clark y C. Johnson, P. Galindo, E. Méndez, C. M. Keenan, K. M. Johnson, C. E. Yunker, M. L. Kuns, P. A. Webb y R. B. Tesh (Handley, 1972). Los principales resultados de estos estudios fueron publicados por R. L. Wenzel y V. J. Tipton (1966) como editores en la obra "*Ectoparasites of Panama*". Los estudios sobre enfermedades tropicales continúan en el hoy Instituto Conmemorativo Gorgas de Estudios de la Salud del Ministerio de Salud de Panamá. Entre estos estudios destacan los de N. Obaldía III y sus colegas (Obaldía *et al.*, 1997), con la colonia de monos nocturnos *Aotus lemurinus* y el agente causante de la malaria.

De los estudios sobre la historia natural de las enfermedades resulta el Proyecto de los Mamíferos de Panamá del Smithsonian Institution (SI). El objetivo de ese proyecto fue obtener datos sobre la distribución, ecología y sistemática de los mamíferos, y publicarlos en un nuevo "*Mammals of Panama*". Los resultados de 1957 a 1966 fueron publicados por Charles O. Handley, Jr. (1966) del National Museum of Natural History.

Los estudios ecológicos de mamíferos en Panamá se iniciaron con el trabajo de C.R. Carpenter (1934) en *Alouatta palliata* en Barro Colorado. El trabajo de Carpenter fue el primer estudio de campo sobre la ecología y comportamiento de primates en el mundo (Eisenberg, 1989; Richard, 1985). Luego continuaron con los trabajos en prociénidos de J.H. Kaufmann (1962), que han sido continuados por J.K. Russell y M.E. Gompper. Los trabajos de primates de M. Moynihan (1962, 1976) fueron pioneros en comportamiento ecológico. Los estudios con primates continuaron con N. Collias, C. Southwick, J.R. Oppenheimer, A. Hladik, J.F. Eisenberg, J.D. Baldwin, J.L. Baldwin, G.A. Dawson, P.A. Garber, C. Skinner, K. Mitchell, D. Rassmussen y K. Milton. Las investigaciones sobre perezosos y armadillos fueron realizadas por G.G. Montgomery, M. Sunkist, Y.D. Lubin y B.K. McNab. Los estudios con marsupiales y roedores han sido conducidos por C.O. Handley, T.H. Fleming, N. Smythe, J. Gliwicz, B.K. McNab y recientemente por G.H. Adler y colaboradores (1996). Los estudios en murciélagos han sido realizados por E.R. Hall y W.B. Jackson (1953), C.O. Handley, T.H. Fleming, D.E. Wilson, E.H. Studier, D.W. Morrison, J.J. Belwood, F.J. Bonaccorso (Bonaccorso, 1979) y E.K.V. Kalko (Kalko *et al.*, 1996). Los aspectos de comunidades e interacciones planta- mamíferos terrestres han sido estudiados principalmente por J.F. Eisenberg, N. Smythe, H.F. Howe, W. Glanz, J. Giacalone, D. McClearn (McClearn *et al.*, 1994) y S.J. Wright (Wright *et al.*, 1994, 1999). Los estudios de zooarqueología y paleoecología de mamíferos han sido conducidos por C.F. Bennett, A.J. Ranere y la distinguida antropóloga panameña R.G. Cooke (1972). Detalles adicionales sobre los científicos y sus estudios en Panamá, son resumidos en Montgomery (1978, 1985), Linares y Ranere (1980), Leigh *et al.* (1990), Gentry (1990) y Handley *et al.* (1991).

En relación a la escuela panameña de mastozoología, esta tiene como gestor al destacado profesor y científico Dr. Eustorgio Méndez quien es una de las primeras figuras de la conservación en Panamá (Méndez, 1970, 1972, 1983a, 1983b, 1984, 1990, 1993, 1994; Méndez *et al.*, 1981). Sus estudios cubren tópicos de biogeografía, sistemática, ecología, conservación, parasitología e historia natural. Lamentablemente, pese al ejemplo y esfuerzos del Dr. Méndez, no es hasta los

1980s cuando renace entre los estudiantes de la Universidad de Panamá el interés por los mamíferos. Actualmente se percibe un gran interés por los mamíferos en las nuevas generaciones de biólogos panameños.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

Para realizar el análisis de la riqueza de especies, se elaboró una lista de las especies de mamíferos de Panamá basada en la literatura científica (Aguilar *et al.*, 1997; Eisenberg, 1989; Emmons, 1997; Handley, 1966; Reid, 1997), excluyendo las especies de ocurrencia probable. A la lista elaborada se le incorporaron cambios taxonómicos y sistemáticos recientes (Hershkovitz, 1992; Schneider *et al.*, 1993; Wilson y Reeder, 1993).

La República de Panamá cuenta con aproximadamente 255 especies de mamíferos nativos, los cuales representan 12 órdenes, 41 familias y 150 géneros (cuadro 1). Los murciélagos comprenden el orden más diverso en número de especies (44.7%), seguidos por los roedores (22.0%), cetáceos (10.2%), carnívoros (7.4%), marsupiales (4.3%), primates (3.1%), xenartros (2.7%), insectívoros y artiodáctilos (2.0% cada uno), lagomorfos (0.8%), y sirenios y perisodáctilos (0.4% cada uno). La gran diversidad de mamíferos panameños se refleja tanto en el número de categorías taxonómicas superiores (órdenes y familias) como en el número de especies por familia y por género. Las familias con mayor número de especies comprenden Phyllostomidae con 67 especies (26.4%) y Muridae con 34 especies (13.4%). Los géneros más especiosos corresponden a los murciélagos *Artibeus* (8 spp) y *Molossus* (7 spp) y al género de roedores *Oryzomys* (6 spp). El resto de los géneros poseen un número promedio de 5 especies.

El endemismo es bajo. Hay un género (*Isthmomys*) y 16 especies (6%) endémicos del país (cuadro 2). La mayoría de las especies endémicas corresponden a roedores (11 spp), seguidas por las musarañas (2 spp) marsupiales, murciélagos y monos con una especie cada uno. Dentro de los roedores la familia Muridae presenta el mayor endemismo con ocho especies.

Masa corporal

El valor aproximado de la masa corporal de las especies analizadas se obtuvo principalmente de los valores reportados por diversos autores para individuos adultos (Eisenberg, 1989; Kalko *et al.*, 1996; Méndez, 1993; Reid, 1997) y en algunos casos de ejemplares de museos y de estudios de campo (R. Samudio, obs. pers.). En el caso en que se disponía

Cuadro 1. Diversidad taxonómica y riqueza de especies de los mamíferos de Panamá.

Órdenes	Familia	Género	Especie (%)	Endémicas (%)
Didelphimorphia	3	9	11 (4.3)	1 (5.9)
Xenarthra	4	7	7 (2.7)	0
Insectivora	1	1	5 (2.0)	2 (11.7)
Chiroptera	9	57	114 (44.7)	1 (5.9)
Primates	2	6	8 (3.1)	1 (5.9)
Carnivora	4	17	19 (7.4)	0
Cetacea	4	16	26 (10.2)	0
Sirenia	1	1	1 (0.4)	0
Perissodactyla	1	1	1 (0.4)	0
Artiodactyla	2	3	5 (2.0)	0
Rodentia	9	30	56 (22.0)	11 (70.6)
Lagomorpha	1	1	2 (0.8)	0
TOTAL	41	150	255 (100.0)	16 (100.0)

de dos o más valores de masa corporal, se procedía a calcular el valor promedio de los ejemplares. Para el análisis de la distribución de frecuencia de la masa corporal se construyó un histograma utilizando rangos de masa corporal en la escala logarítmica (Brown *et al.*, 1993). Para realizar un análisis comparativo del histograma, este se construyó mostrando las categorías taxonómicas a nivel de los órdenes de mamíferos.

La distribución de la frecuencia de la masa corporal de los mamíferos panameños no muestra una distribución normal (Fig. 2). Es altamente modal con una larga cola de frecuencia decreciente e inclinación hacia la derecha, similar a la de los mamíferos de Norteamérica (Brown, 1995). La mayoría de las especies (60%) están comprendidas en un rango aproximado de masa corporal de 6 a 180 g. Estos mamíferos están representados principalmente por murciélagos y roedores, seguidos por marsupiales y musarañas. Las especies con masa corporal menor a 6 g son murciélagos. Los grupos entre el rango de 180 g a 1.8 kg son marsupiales, xenartros, murciélagos, monos, carnívoros, roedores y conejos. El rango de 2 a 10 kg está representado por xenartros, primates, carnívoros y roedores (*Coendou*, *Dasyprocta* y *Agouti*). El siguiente rango, de 10 a 57 kg, incluyen a xenartros, primates, carnívoros, artiodáctilos y un roedor (*Hydrochaeris*). En el rango de 57 a 321 kg se encuentran el manatí, el tapir y los cetáceos. Finalmente, el rango de mayor tamaño esta representa-

Cuadro 2. Características ecológicas de los mamíferos endémicos de Panamá.

Especie	Masa corporal(g)	Hábito alimenticio	Hábitat
<i>Marmosops invictus</i>	35	omnívoro	montaña
<i>Cryptotis endersi</i>	8	insectívoro	montaña
<i>Cryptotis mera</i>	6	insectívoro	montaña
<i>Artibeus incommutatus</i>	14	frugívoro	isla
<i>Alouatta coibensis</i>	7,700	folívoro	península/isla
<i>Liomys adspersus</i>	70	granívoro	tierras bajas
<i>Neacomys pictus</i>	13	insectívoro	montaña
<i>Rhipidomys scandens</i>	55	frugívoro	montaña
<i>Tylomys fulviventer</i>	450	frugívoro	montaña
<i>Tylomys panamensis</i>	425	frugívoro	montaña
<i>Reithrodontomys dariensis</i>	21	granívoro	tierras bajas
<i>Isthmomys flavidus</i>	134	frugívoro	montaña
<i>Isthmomys pirrensis</i>	138	frugívoro	montaña
<i>Rheomys raptor</i>	100	insectívoro	montaña
<i>Coendou rothschildi</i>	2,500	frugívoro	tierras bajas
<i>Dasyprocta coibae</i>	3,750	frugívoro	isla

do por cetáceos. El rango de masa corporal de los mamíferos endémicos de Panamá es de 6 g a 7.7 kg representados por las musarañas (*Cryptotis*) y un mono (*Alouatta coibensis*), respectivamente (cuadro 2).

En el histograma se observa un pico en cuanto a mayor número de especies entre el rango de masa corporal de 10 a 18 g y lo constituyen principalmente los murciélagos (Fig. 2). Si se eliminan los murciélagos del análisis, se pueden observar tres picos en el histograma. El mayor (18 spp) se encuentra en el rango de 56 a 100 g, y son principalmente roedores. Los otros dos se encuentran entre 316 a 562 g y entre 5 a 10 kg. Los mamíferos endémicos incluyen desde especies pequeñas (*Cryptotis*) hasta de tamaño mediano (*Alouatta*); el dominio es de especies menor a 200 g (65%).

Categorías tróficas

Para la clasificación de las especies de acuerdo a su hábito alimenticio se utilizaron diez categorías generales: omnívora, insectívora, frugívora, nectarívora, granívora,

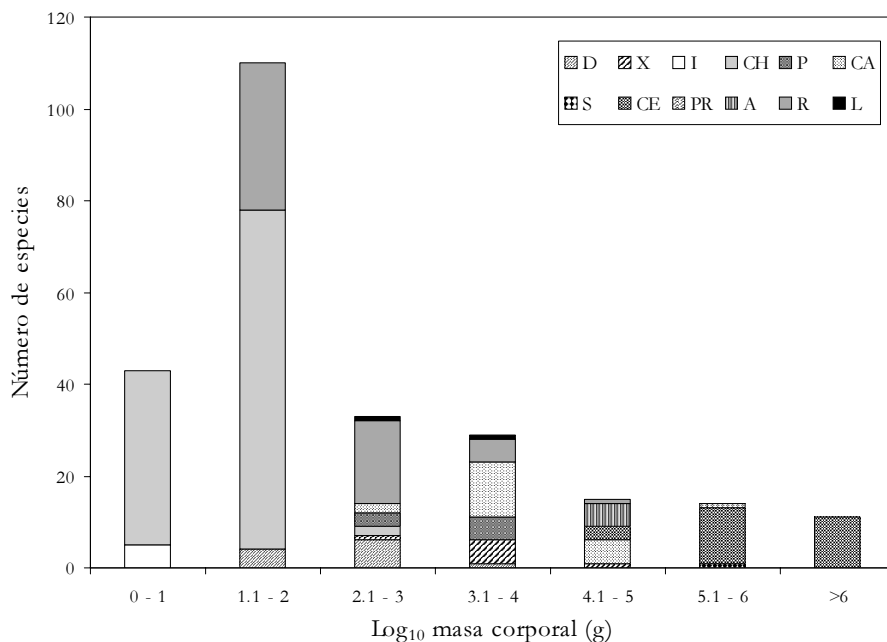


Figura 2. Distribución de la frecuencia de la masa corporal de los mamíferos de Panamá de acuerdo al orden taxonómico. Abreviaciones: D= Didelphimorphia, X= Xenarthra, I= Insectivora, CH= Chiroptera, P= Primates, CA= Carnivora, S= Sirenia, CE= Cetacea, PR= Perissodactyla, A= Artiodactyla, R= Rodentia y L= Lagomorpha.

folívora, herbívora, carnívora, hematófaga y planctonívora (cuadro 3). Para esta clasificación se utilizó la información sobre alimentación reportada en la literatura (Eisenberg, 1989; Emmons, 1997; Kalko *et al.*, 1996; Méndez, 1993; Reid, 1997). Para realizar una comparación entre las categorías de alimentación se preparó un cuadro mostrando el número y el porcentaje de especies por categoría alimenticia.

Los mamíferos panameños parecen en forma general ocupar todas las categorías alimenticias descritas por Eisenberg (1981). En la fauna de mamíferos panameños predomina la insectivoría (31.1%, 78 especies), y esto puede estar relacionado a la alta diversidad de especies de tamaño pequeño como murciélagos, roedores y musarañas (cuadros 2 y 3). La segunda categoría en importancia es la frugívora

Cuadro 3. Riqueza y porcentaje del total de especies (255) de los mamíferos de Panamá de acuerdo a su hábito alimenticio.

Hábito alimentario	Número de especies	Porcentaje
Insectívoro	78	30.6
Frugívoro	66	25.9
Carnívoro	40	15.7
Omnívoro	33	12.9
Granívoro	13	5.1
Herbívoro	8	3.1
Folívoro	7	2.7
Nectarívoro	4	1.6
Hematófago	3	1.2
Planctonívoro	3	1.2
TOTAL	255	100

(25.6%), la cual muestra el mayor rango en tamaño corporal, ya que incluye desde murciélagos, pasando por marsupiales, roedores y monos, hasta artiodáctilos. Los mamíferos con hábitos carnívoros, en su mayoría cetáceos, ocupan un tercer lugar (15.4%). En cuarto lugar están los omnívoros (13.4%) con especies de marsupiales, murciélagos, monos, carnívoros, roedores y artiodáctilos. Esta es también una de las categorías con mayor diversidad en tamaño y taxonomía. En cuanto a los granívoros, estos representan el 5.1% de las especies. Las categorías con menor representación son las de las especies herbívoras, folívoras, representadas en su mayoría por especies de mediano a gran tamaño. Los nectarívoros y hematófagos se restringen a mamíferos pequeños. Por el contrario, los mamíferos planctonívoros, ballenas, son exclusivamente de gran tamaño.

En los mamíferos endémicos predomina la frugivoría (50%) como resultado del predominio de roedores. Los insectívoros (25%) corresponden a especies pequeñas, musarañas y roedores. Por último, el bajo endemismo en los granívoros (12.6%) y folívoros (6.2%), parece reflejar la baja representación de estas dietas dentro de los mamíferos panameños; así como en los omnívoros (6.2%) su mayor flexibilidad ecológica.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

La República de Panamá cuenta con diferentes clasificaciones zoogeográficas y de ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995; TNC, 1997). Entre las clasificaciones zoogeográficas, basándose en los mamíferos tenemos la de Hershkovitz (1958) que incluye a Panamá dentro de la Subregión Brasileña y en la Provincia Centroamericana, esta última incluye la zona del Chocó en Colombia. Para Ryan (1963), Panamá está dentro de la Unidad (= Subregión) Centroamericana con tres Provincias: Puntarenas-Chiriquí, Guatuso-Talamancana y Colón-Darién. Las dos primeras provincias incluyen a Costa Rica y Nicaragua. Con relación a los murciélagos, Koopman (1976, 1982) describe que Panamá se encuentra dentro de las Subregiones Mesoamericana y Suramericana, con las Provincias de Centro América y de la Costa Pacífica de Colombia, Ecuador y Perú, respectivamente.

A una escala local, Panamá ha sido descrita por Bennett (1976) y Handley (1972) con relación a la distribución de sus mamíferos en unidades. Estas unidades toman en cuenta su distribución en cuanto a tierras bajas y altas, climas secos y húmedos y en las islas.

En el caso de las unidades biogeográficas costeras y marinas pertenece a la Región Tropical y está dentro de dos Subregiones, la del Pacífico Oriental con la Provincia Panameña y la del Atlántico Occidental, con la Provincia Caribeña (Ray *et al.*, 1984).

Para la identificación de los patrones de zoogeografía y distribución se compiló información bibliográfica sobre la distribución de las especies terrestres (Eisenberg, 1989; Emmons, 1997; Handley, 1966; Méndez, 1993; Reid, 1997). Los patrones de distribución fueron analizados a las escalas del país y del continente. De acuerdo a su afinidad biogeográfica (cuadro 4, excluyendo cetáceos), seis órdenes son de origen norteamericano, cuatro son suramericanos y uno es compartido. De las 37 familias, 22 (incluyendo Trichechidae) son de origen suramericano y 16 son norteamericanas. Para el caso de las especies de mamíferos, el 63.3% son de origen suramericano, 21.4% son centroamericanas, 8.3% son norteamericanas y 7% son endémicas (cuadro 5).

Debido a la falta de información más detallada con relación a la distribución de los mamíferos panameños, se reconocen tentativamente nueve unidades biogeográficas, que son: (1) la Cordillera Central, (2) el Alto Darién, (3) la Región Occidental, (4) la Región Oriental, (5) la Península de Azuero (tierras bajas y montañas), (6) la Vertiente Atlántica, (7) la Vertiente Pacífica, (8) la Cuenca del Canal de Panamá y (9) los Sistemas Insulares (Archipiélago de Bocas del Toro y la

Cuadro 4. Afinidades biogeográficas por categoría taxonómica de las 229 especies de mamíferos terrestres de Panamá.

Taxón	Norteamérica	Centroamérica	Suramérica	Panamá
Orden	6 + 1*	0	4 + 1 ⁺	0
Familia	16	0	22	0
Especie	19	48	145	16

Subórdenes de Rodentia: *Sciurognathi e ⁺Hystricognathi

Isla Escudo de Veraguas, Archipiélago de las Perlas, Archipiélago del Golfo de Chiriquí, y Archipiélago de Coiba y las islas Cébaco y Gobernadora). Estas unidades biogeográficas coinciden con las descritas para las aves (Haffer, 1987), mariposas (Brown, 1987) y plantas (Prance, 1987).

De las 229 especies de mamíferos (excluyendo cetáceos) alrededor de 122 especies (53%) están distribuidas en casi la totalidad del país (cuadro 6). Estas especies están representadas principalmente por murciélagos (70 spp). Algunas de estas especies no han sido reportadas ni en la Cordillera Central, ni en la Vertiente Pacífica del Occidente. El resto de las especies parecen tener una distribución restringida a alguna de las unidades biogeográficas de Panamá (cuadro 6). La Cordillera Central tiene 21 especies, de las cuales 14 son roedores. Le continúan la Región Oriental y la Vertiente Pacífica con 14 y 17 especies. El resto de las unidades biogeográficas tiene menos de 10 especies.

A las áreas que poseen una alta diversidad o son centros de especiación de mamíferos en Panamá se les denominarán Áreas de Diversidad. Las siguientes áreas de diversidad son reconocidas: la Región Oriental, la Cuenca del Canal de Panamá, la Cordillera Central, el Alto Darién y el Sistema Insular. El área con el mayor número de especies de mamíferos comprende el sector al este de la Cuenca del Canal hasta la frontera con Colombia. En este sector se pueden encontrar aproximadamente 168 especies (74%), mientras que en la Cuenca del Canal se han reportado 145 spp (R. Samudio, datos no publicados). Este último valor está dentro del rango estimado (98-162 spp) por Smythe *et al.* (1995) para el Área del Canal.

Cuadro 5. Afinidades biogeográficas a nivel de orden de las 229 especies de mamíferos no marinos de Panamá.

Orden	Norteamérica	Centroamérica*	Suramérica	Panamá
Didelphimorphia	0	2	8	1
Xenarthra	0	0	7	0
Insectivora	1	2	0	2
Chiroptera	4	7	102	1
Primates	0	2	5	1
Carnivora	10	4	5	0
Sirenia	0	1	0	0
Perissodactyla	0	1	0	0
Artiodactyla	2	2	1	0
Rodentia	2	26	16	11
Lagomorpha	0	2	0	0
TOTAL	19 (8.3%)	49 (21.4%)	145 (63.3%)	16 (7.0%)

*Incluye México y el Caribe.

Distribución de las especies endémicas

Las especies endémicas presentan la siguiente distribución (Handley, 1966; Méndez, 1993; Reid, 1997): La zarigüella ratón (*Marmosops invictus*) se encuentra en la Cordillera Central y en el Alto Darién (600-1,100 msnm). Las musarañas *Cryptotis andersi* se encuentran en la Cordillera Central (1,200-1,850 msnm) y *C. mera* en el Alto Darién (1,400-1,500 msnm). El murciélago frugívoro (*Artibeus incommitatus*) habita en la Isla Escudo de Veraguas, en el Caribe Occidental. El mono aullador (*Alouatta coibensis*) se encuentra en la Península de Azuero (*A. c. trabeata*) y en la Isla Coiba (*A. c. coibensis*) en el Pacífico. El ratón de bolsas (*Liomys adspersus*) ocupa las tierras bajas de la Costa Pacífica, incluyendo la Península de Azuero y la Región Oriental hasta el Lago Bayano. El ratón semiespinoso (*Neacomys pictus*) se encuentra en el Alto Darién (550-600 msnm). Los tres roedores arborícolas están en el Alto Darién; *Rhytidomys scandens* entre 1,400-1,500 msnm; *Tylomys panamensis* a 600 msnm y *T. fulviventris* entre 600-1,100 msnm. El ratón (*Reithrodontomys dariensis*) ocupa la Península de Azuero, la Cuenca del Canal, la Región Oriental y el Alto Darién (hasta 900

Cuadro 6. La riqueza de especies y el porcentaje de las especies de mamíferos no marinos (n=229) con distribución restringida a una unidad biogeográfica de Panamá.

Unidad biogeográfica	Número de especies (%)
Cordillera Central	21 (9.2)
Región Oriental	17 (7.4)
Vertiente Pacífica	14 (6.1)
Región Occidental	10 (4.4)
Alto Darién	10 (4.4)
Vertiente Atlántica	9 (3.9)
Islas	5 (2.2)
Cuenca del Canal de Panamá	4 (1.7)
Península de Azuero	1 (0.4)
2 a 4 Unidades	16 (7.0)
Todo el País	122 (53.3)

msnm). La distribución de las dos especies del género endémico *Isthmomys* son las siguientes, *I. flavidus* en la Cordillera Central y en la Península de Azuero (1,000-1,500 msnm) e *I. pirrensis* en el Alto Darién (600-1,600 msnm). El ratón acuático (*Rheomys raptor*) se encuentra en el Alto Darién (1,385-1,600 msnm). El puercoespín, (*Coendou rothschildi*) ocupa casi todo el país con excepción de la Cordillera Central y de la Costa Atlántica Occidental. Finalmente, el ñeque (*Dasyprocta coibae*) se encuentra en la Isla Coiba. De estas especies, 10 están restringidas a elevaciones medias y altas (cuadro 2). La unidad biogeográfica con mayor número de especies endémicas es la del Alto Darién (9 spp). La Península de Azuero cuenta con 5 especies, y la Cordillera Central, la Región Oriental y las islas con 3 especies cada una.

Especies insulares

La República de Panamá posee centenares de islas continentales (Fig. 1) distribuidas en el Mar Caribe (Archipiélagos de Las Mulatas y de Bocas del Toro e Isla Escudo de Veraguas) y en el Océano Pacífico (Archipiélagos de las Perlas, de Coiba y del Golfo de Chiriquí). Aunque solamente se han reportado dos especies endémicas de mamíferos en las islas, *Artibeus inomitatus* y *Dasyprocta coibae* (cuadro 2), hay indicios de que

con más estudios se encontrará más especies endémicas insulares en Panamá (ver Kalko y Handley, 1994).

En el caso del Archipiélago de Las Mulatas perteneciente a la Comarca Kuna-Yala (San Blas), éstas son islas e islotes pequeños (0.1-0.4 km²) de origen coralino que han sido ocupados por los indígenas Tule (Kunas) desde hace 500 años (Bennett, 1976). Estas islas están prácticamente deshabitadas por mamíferos silvestres. Por el contrario, las islas de los otros cuatro archipiélagos tienen una buena representación de mamíferos. En el Archipiélago de las Perlas, con sus dos mayores islas, la del Rey (240 km²) y San José (45.3 km²), tienen 20 especies (Goldman, 1920; Handley, 1966). En el Archipiélago de Coiba, con Isla Coiba (493 km²), la cual es la más grande en la costa del Pacífico centroamericano, se han reportado 37 especies (Goldman, 1920; Handley, 1966; Ibañez *et al.*, 1997). En el caso de las Islas del Pacífico, Cébaco (81.4 km²) y Gobernadora (7.7 km²) situadas en el Golfo de Montijo, se encuentran 10 especies. En el Archipiélago del Golfo de Chiriquí se han reportado 10 especies incluyendo *S. oerstedii* (Goldman, 1920; Handley, 1966). La Isla Escudo de Veraguas (4.5 km²) tiene 9 especies incluyendo *Artibeus incommittatus* (Handley, 1966; Kalko y Handley, 1994). Finalmente, el Archipiélago de Bocas del Toro con Isla Colón (56.7 km²), Isla Popa (51 km²), Isla Bastimentos (48.4 km²) e Isla Cristóbal (35.7 km²) entre otras, tiene la mayor diversidad con 75 especies (Handley, 1966; Samudio, datos no publicados). Las islas de Bocas del Toro poseen un 31% de las especies de mamíferos hasta ahora reportadas en Panamá. De los cuatro archipiélagos analizados, únicamente los Archipiélagos de Coiba y de Bocas del Toro han sido estudiados en detalle.

Orígenes y distribución

Que en Panamá ocurra un patrón de relación inversa entre las Américas del Norte y del Sur en el dominio de las categorías taxonómicas, parece reflejar la historia evolutiva de los mamíferos neotropicales. En Panamá los órdenes de mamíferos son en su mayoría de orígenes norteamericanos y el resto son suramericanos. A nivel de las familias, estas son principalmente suramericanas. La situación se vuelve evidente a nivel de las especies. Las especies de mamíferos son mayormente de origen suramericano, seguidas por las centroamericanas, mientras que las norteamericanas están casi igualmente representadas que las especies endémicas. La relación entre estos valores es similar a la reportada por Handley (1972). Este patrón confirma el enriquecimiento de la fauna de mamíferos neotropicales con el arribo de las especies norteamericanas y su posterior diversificación (Webb, 1985).

Debido a la pequeña área geográfica de Panamá, un 53% de sus mamíferos no cetáceos ocupan casi todo el territorio nacional, con los murciélagos dominando numéricamente. El que algunas de estas especies no hayan sido reportadas ni en la Cordillera Central ni en la Costa Pacífica Occidental se puede deber a los pocos estudios realizados en estas áreas. La Cordillera Central tiene el mayor número de especies con distribución restringidas, principalmente roedores. Le siguen la Región Oriental y la Vertiente Pacífica, debido a los murciélagos. El resto de las unidades muestran muy pocas especies restringidas (menos de 10 spp). Algunas de estas unidades han sido muy poco inventariadas para mamíferos.

Al igual que otras publicaciones (Ceballos, 1995; Voss y Emmons, 1996), este análisis también concluye que el área de mayor diversidad de mamíferos en Panamá se encuentra en el Darién. Según Voss y Emmons (1996) esta alta diversidad, en especial cerca de la frontera de Panamá con Colombia, se debe a la presencia de mamíferos con afinidades suramericanas. La región fronteriza entre Panamá y Colombia ha sido considerada como un filtro para el intercambio faunístico a nivel continental (Alberico, 1990; Hershkovitz, 1972). Se puede considerar también que esta región, Darién-Chocó, comprende un importante centro de especiación de mamíferos neotropicales. Los mamíferos de esta región muestran tres patrones generales de distribución, uno en toda la región Trans-Andina, otro principalmente en Centroamérica y el último, en el norte de Suramérica (Handley, 1972; Eisenberg, 1989). Estos patrones de distribución parecen ser parapátricos y se observan en los órdenes Didelphimorphia, Xenarthra, Insectivora, Chiroptera, Primates, Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla y Rodentia. La distribución de las especies endémicas apoya por una parte la función de las montaña como centro de especiación y por el otro, la del Darién como área de diversidad.

CONSERVACIÓN

Para determinar el estado de conservación de los mamíferos de Panamá se consultaron la lista preliminar de mamíferos panameños en peligro (SICA, 1999), la Ley N°24 sobre Vida Silvestre (Asamblea Legislativa, 1995), el libro rojo de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Baillie y Groombridge, 1996), la lista de la Convención Internacional sobre el Comercio de Especies en Peligro (CITES, siglas en inglés, 1996) y la lista de murciélagos neotropicales de Wilson (1996). Con ello se elaboró un cuadro con la lista de los mamíferos de especial interés conservacionista para Panamá. Esta lista se basa en el criterio del autor (cualitativo y cuantitativo), tomando en cuenta los aspectos de tamaño

corporal, distribución geográfica, abundancia relativa, pérdida del hábitat, cacería y otros factores ecológicos. Los resultados indican que hay por lo menos 62 especies de mamíferos (cuadro 7) con mayor potencial de riesgo a los procesos de extinción, lo cual difiere ligeramente de las especies reportadas por el SICA (1999). Este número representa el 24% de las especies de Panamá, incluyéndose a las especies reportadas en CITES y UICN (Baillie y Groombridge, 1996). En la lista hay 24 especies de mamíferos que no se encuentran en ninguna categoría internacional.

Los órdenes con especies en riesgo son Rodentia (18 spp), Carnívora (10 spp), Primates y Cetacea (8 spp), Chiroptera y Artiodactyla (5 spp), Xenarthra (3 spp), Insectívora (2 spp), y Didelphimorphia, Sirenia y Perissodactyla (1 sp). Estas especies incluyen a 12 endémicas. En cuanto a su distribución, hay 12 especies de montañas y 4 especies insulares.

Estado de conservación

En Panamá así como en otros países de Latinoamérica, tanto los hábitats como la vida silvestre se encuentran amenazadas por la actividad humana, debido a su crecimiento poblacional. Varios mamíferos panameños han sido reportados como amenazados o en peligro a niveles nacionales o internacionales, debido a la pérdida de sus hábitats naturales, contaminación, sobre explotación e introducción de especies exóticas (Cáceres *et al.*, 1986; Méndez, 1983a, 1985, 1987, 1994).

Pérdida de los hábitats naturales

En Panamá, la pérdida, la reducción y el deterioro de los hábitats se deben a las actividades que resultan en la deforestación o fragmentación de las áreas silvestres. Las principales actividades son la agrícola y la ganadera, seguidas de la explotación forestal y los proyectos de desarrollo (Cáceres *et al.*, 1986; Méndez, 1985; Reid, 1997). Panamá ha sufrido una reducción en las áreas boscosas de 52,000 km² en 1941 a 31,000 km² en 1990 (Cáceres *et al.*, 1986; McNeely *et al.*, 1990; Reid, 1997). Entre 1990 y 1992, Panamá tenía 25,000 km² de bosques naturales (33% del territorio nacional) y una tasa de deforestación de 2.8% (Arango, 1994; INRENARE, 1990).

Las actividades antropogénicas han producido alteraciones en el entorno natural de Panamá desde tiempos precolombinos (Bennett, 1976; Bush *et al.*, 1992; Cooke *et al.*, 1985; Linares y Ranere, 1980; Piperno, 1990). Las actividades agrícolas y ganaderas se incrementaron a partir del arribo de los españoles al istmo, causando grandes modificaciones ambientales (Jaen, 1985; McKay, 1985). La explotación

Cuadro 7. Estado de conservación de las especies de mamíferos de Panamá según la Autoridad Nacional del Ambiente de Panamá (ANAM): VU = Vulnerables; EP = En Peligro; CR = Peligro Crítico; CITES: I = en peligro de extinción; II = vulnerables; III = reglamentadas localmente; UICN: EN = En Peligro; LR = Menor Riesgo; DD = Datos Insuficientes.

ESPECIE	ANAM	CITES	UICN
DIDELPHIMORPHIA			
<i>Monodelphis adusta</i>			
XENARTHRA			
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	CR		VU
<i>Cyclopes didactylus</i>	EP		
<i>Cabassous centralis</i>	EP	III	DD
INSECTIVORA			
<i>Cryptotis endersi</i>	CR		EN
<i>Cryptotis mera</i>	CR		
CHIROPTERA			
<i>Ectophyla alba</i>	EP		
<i>Artibeus incommutatus</i>	EP		
<i>Ametrida centurio</i>	CR		
<i>Lasiurus egregius</i>			
<i>Furipterus horrens</i>	EP		
PRIMATES			
<i>Saguinus geoffroyi</i>	EP	I	VU
<i>Aotus lemurinus</i>	EP	II	
<i>Saimiri oerstedii</i>	CR	I	EN
<i>Cebus capucinus</i>	VU	II	
<i>Alouatta palliata</i>	VU	I	EN
<i>Alouatta coibensis</i>	CR	I	
<i>Ateles geoffroyi</i>	EP	I	EN
<i>Ateles fusciceps</i>	EP	II	VU

Cuadro 7. Continuación...

ESPECIE	ANAM	CITES	UICN
CARNIVORA			
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	VU		
<i>Speothos venaticus</i>	CR	I	VU
<i>Bassaricyon gabbii</i>	VU		LR
<i>Galictis vittata</i>	VU	III	
<i>Lontra longicaudis</i>	EP	I	
<i>Leopardus wiedii</i>	EP	I	
<i>Leopardus pardalis</i>	EP	I	
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	EP	I	
<i>Puma concolor</i>	EP	I	
<i>Panthera onca</i>	EP	I	LR
CETACEA			
<i>Physeter catodon</i>		I	
<i>Sotalia fluviatilis</i>	CR	I	DD
<i>Balaenoptera physalis</i>		I	
<i>Balaenoptera musculus</i>		I	
<i>Balaenoptera edeni</i>		I	
<i>Balaenoptera borealis</i>		I	
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>		I	
<i>Megaptera novaeangliae</i>		I	
SIRENIA			
<i>Trichechus manatus</i>	CR	I	VU
PERISSODACTYLA			
<i>Tapirus bairdii</i>	CR		VU
ARTIODACTYLA			
<i>Tayassu tajacu</i>	VU	II	
<i>Tayassu pecari</i>	VU	II	
<i>Mazama americana</i>	VU		
<i>Mazama gouazoubira</i>	EP		
<i>Odocoileus virginianus</i>	VU	III	

Cuadro 7. Continuación...

ESPECIE	ANAM	CITES	UICN
RODENTIA			
<i>Sciurus richmondi</i>			
<i>Syntbeosciurus brochus</i>			
<i>Heteromys anomalus</i>			
<i>Oecomys bicolor</i>			
<i>Sigmodontomys aphrastus</i>	CR		
<i>Neacomys pictus</i>			
<i>Rhipidomys scandens</i>			VU
<i>Tylomys fulviventor</i>	EP		LR
<i>Tylomys panamensis</i>	EP		VU
<i>Isthmomys flavidus</i>			
<i>Isthmomys pirrensis</i>	EP		
<i>Rheomys raptor</i>	EP		
<i>Rheomys hartmanni</i>	EP		
<i>Rheomys underwoodi</i>	EP		
<i>Ichthyomys tweedii</i>			
<i>Hydrochaeris isthmus</i>	EP		
<i>Dasyprocta coibae</i>	EP		EN
<i>Diplomys labilis</i>	VU		

agrícola aumentó debido al establecimiento desde el siglo XIX de plantaciones de banano para exportación, plantaciones de caña de azúcar y de otros cultivos (Jaén, 1985). En cuanto a la ganadería, el número de reses en Panamá aumentó de 386,000 a 1,374,000 entre 1854 y 1977 (McKay, 1985). Posteriormente, pese a que el número de reses ha disminuído entre 1981 y 1991, el área de pastos ha aumentado en 1,700 km² (McKay, 1985; Pasos *et al.*, 1994). Este aumento ha ocurrido principalmente en las regiones con frontera agrícola como Chiriquí, Bocas del Toro, Colón y Darién (Jaén, 1985; McKay, 1985; Pasos *et al.*, 1994).

La industria forestal panameña es para el mercado local principalmente, con un mínimo de exportación. En 1996 la producción de madera en rollo industrial de bosques naturales fue de 60,000 m³, lo que significó una reducción de 50% desde

1990 (Reis, 1996). La producción de leña y carbón vegetal en 1994 fue de 920,000 m³ (Reis, 1996). En 1995, había 631 km² de bosque natural bajo concesiones de los 8,500 km² estimados de bosques de producción. En 1997 había concesiones de 5 años a las empresas madereras con el fin de alentar el manejo de los bosques naturales.

Los proyectos de desarrollo, como carreteras e hidroeléctricas, han aumentando en las últimas décadas, como una forma del gobierno para contribuir al desarrollo económico del país (Cáceres *et al.*, 1986; Hughes, 1998; Méndez, 1985). Este mejoramiento del sistema de carreteras en el país, ha afectado muchas áreas boscosas, principalmente en el Darién y la Costa Abajo de Colón (Sevilla, 1996). Otros proyectos de carreteras y autopistas involucran la carretera de circunvalación Boquete-Cerro Punta, tramo Yaviza-Frontera Colombiana, el Corredor Norte, la Autopista Panamá-Colón, la carretera Almirante-Valle Riscó-Chiriquí Grande y el tramo El Llano-Cartí (Sevilla, 1996). Estas obras afectan o afectarán varias áreas protegidas, entre ellas el Parque Internacional La Amistad, el Parque Nacional Darién, el Parque Natural Metropolitano y el Parque Nacional Soberanía.

En relación a las obras de desarrollo hidroeléctrico, para poder construirlas se han debido eliminar vastas áreas de bosques, como es el caso de las hidroeléctricas de Fortuna y Bayano (Adames, 1977; Galindo *et al.*, 1983). Se tiene programada la construcción de grandes proyectos hidroeléctricos, los de Teribe-Changuinola y Sixaola en Bocas del Toro y los de Estí y Gualaca en Chiriquí (Sevilla, 1996).

Contaminación

Panamá sufre la contaminación de sus suelos y de sus aguas continentales y marinas. Esta contaminación es el resultado del uso de plaguicidas, la deposición de desechos agro-industriales, las descargas urbanas de desechos residuales orgánicos e inorgánicos, los derrames de hidrocarburos y las extracciones de minerales metálicos y no-metálicos (Cáceres *et al.*, 1986; Sevilla, 1996). Entre las áreas más afectadas o de futuro riesgo se encuentran Santa Fe, Cañazas, Cerro Colorado, Petaquilla y Alto Darién en tierra firme; las Bahías de Panamá y de Chame en el Pacífico, y Palmas Bellas y Cuango en el Caribe (Sevilla, 1996). Estas áreas mantienen importantes ecosistemas amenazados tanto terrestres como riberinos, costeros y marinos.

Sobrexplotación

Los mamíferos están sometidos a la cacería de subsistencia, deportiva y comercial, para alimento, animales experimentales, mascotas o trofeos. Estas especies y sus

productos derivados como carnes y pieles son comercializados. Las especies consideradas como depredadores o plagas son exterminadas.

La cacería de subsistencia para alimento se da entre los grupos indígenas y campesinos como latinos y afro-americanos (Bennett, 1959, 1962; Carrión, 1992, 1995; Gordon, 1982; Ventocilla, 1992). Aunque existen diferencias en los patrones culturales de uso de los mamíferos (Bennett, 1959; Carrión, 1995), ciertas especies como *Odocoileus*, *Mazama*, *Tayassu*, *Tapirus*, *Hydrochaeris*, *Agouti* y *Dasyprocta* son de preferencia general (Bennett, 1959, 1962; Carrión, 1995; Méndez, 1970; Ventocilla, 1992). En el caso de la cacería deportiva también se incluyen especies de valor ornamental, como son los felinos. En el aspecto comercial están especies cinegéticas y deportivas, más otras de uso doméstico como mascotas y de uso biomédico para investigación o preparación de medicamentos. Ejemplos de especies en estas categorías son las ocho especies de primates, armadillos, perezosos y ardillas. Las especies que son exterminadas por considerarlas al ser humano como depredadores o plagas de sus productos agrícolas o pecuarios incluyen a felinos, coatíes, monos y marsupiales, los roedores oryzominos, geómyidos y ardillas, el murciélago vampiro (*Desmodus*) y otros murciélagos beneficiosos al ser confundidos con el vampiro.

Especies exóticas

Dentro de esta categoría se consideran tanto las especies domésticas como las silvestres introducidas. Estas especies que incluyen a los roedores cosmopolitas (*Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *Mus musculus*), el gato y el perro doméstico, y el búfalo de agua (*Bubalus bubalis*) (Carrión, 1992; Fleming, 1970; Méndez, 1990, 1993) pueden ser sus competidores, depredadores o portadores de organismos patógenos de los mamíferos nativos (Méndez, 1985).

Estrategias de conservación

Tanto el gobierno de Panamá como las organizaciones civiles (ONGs) han establecido varias estrategias de conservación de los recursos naturales que involucran aspectos ecológicos, socio-económicos y educativos. Dentro de estas estrategias están la creación de la Ley General del Ambiente y la Ley de Vida Silvestre (Asamblea Legislativa, 1995, 1998), de la Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM), de un Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas (SINAP), así como programas de conservación en zoológicos, de desarrollo sostenible, de ecoturismo, de educación ambiental y de posgrado en carreras ambientales (ANAM, 1999a, b).

Sin embargo, Panamá actualmente no tiene una política clara y definida de conservación que permita la integración y complementación de los esfuerzos de organizaciones privadas y gubernamentales (Méndez, 1994). Se espera que con la creación de la Ley General del Ambiente, de la ANAM, que es la institución encargada de conservar y manejar el ambiente y del SINAP, se establezcan las bases para el desarrollo de una estrategia nacional de conservación. Panamá cuenta con 43 áreas protegidas en las categorías de parques nacionales, reservas forestales, refugio de vida silvestre, bosques protectores, humedales, reservas hidrológicas, parques naturales, áreas recreativas, áreas silvestres, corredor biológico, monumentos naturales y áreas de uso múltiple, lo que representa un 25% del territorio nacional (ANAM, 1999c). Sin embargo, la mayoría de las áreas protegidas son de reducido tamaño y no representan todos los ecosistemas del país (ANAM, 1999c; Sevilla, 1996). Los mamíferos de gran tamaño o de comportamiento migratorio que requieren grandes áreas silvestres como tapires, pecaríes y jaguares se encuentran en riesgo de extinción. Por tal motivo se está planeando un sistema de corredores biológicos en Panamá (Arango, 1994; Méndez, 1994; Tovar, 1996).

Los programas de mamíferos en zoológicos no están bien organizados. Panamá tiene tres zoológicos importantes (Tovar, 1996), para los cuales no existen reglamentos definidos de operaciones y de los servicios que deben cumplir, como serían el de conservación, educación e investigación de las especies en cautiverio. Los proyectos de desarrollo sostenible sobre zoocriaderos están en fase de diseminación, como el de paca (*Agouti paca*; ver Smythe y Brown, 1995), y otros en fase de planificación o estudio. Las investigaciones que determinan si es posible la extracción de mamíferos de áreas silvestres por las comunidades o por cazadores deportivos, todavía no se han realizado.

En el caso del ecoturismo, éste tampoco está bien reglamentado con respecto a sus operaciones y participación en la estrategia de conservación. Se deben establecer procedimientos para las visitas a las áreas silvestres, así como para la participación directa de las comunidades pobres y de los programas del SINAP en los beneficios económicos (Bookbinder *et al.*, 1998; Ratchford, 1999). La educación ambiental, pese a ser una de las acciones prioritarias para la conservación, todavía no tiene un programa cuidadosamente estructurado y destinado a los diferentes niveles docentes y culturales (Méndez, 1983a, b, 1985, 1994). Tanto las universidades públicas como las privadas han desarrollado recientemente programas de posgrado en aspectos ecológicos y de conservación. Desafortunadamente, la estructura de estos programas, la falta de cursos de mastozoología y la escasez de

especialistas en esta disciplina en las universidades, limita la formación de mastozoólogos panameños.

Perspectivas

Panamá es un eslabón físico, biológico e intelectual en el origen, mantenimiento y comprensión de la diversidad de los mamíferos neotropicales. Por esta razón Panamá tiene una responsabilidad no sólo nacional sino con la América Latina, de preservar y estudiar su fauna mastozoológica. Para afrontar el siglo XXI con su mayor amenaza sobre los mamíferos silvestres, se hace necesario conocer el estado de estas especies de antemano. Para conocer sobre su estado es necesario tener información sobre el número de especies, su abundancia, su distribución y sus requerimientos ecológicos. Actualmente esta información es incompleta para la mayoría de los mamíferos panameños, lo que hace que su clasificación en una categoría de amenaza, sea vaga o muy especulativa. Esta información se podrá obtener por medio de un inventario nacional de los mamíferos, basado en los modernos métodos de captura y observación (Wilson *et al.*, 1996), así como de un análisis de los datos aplicando los conceptos de conservación biológica (Meffe y Carroll, 1997; Soulé, 1986; Soulé y Wilcox, 1980). Esta idea de inventarios periódicos de mamíferos ha sido sugerida anteriormente por Handley (1972) para detectar verdaderos patrones y procesos de cambios en la fauna de mamíferos. Para poder realizar esta empresa se necesita formar académicamente mastozoólogos panameños en diferentes áreas, los cuales puedan interactuar con los especialistas internacionales.

COMENTARIO FINAL

En esta carrera frenética por el liderazgo en la diversidad biológica, a la cual los países han sido conducidos, la interpretación del valor real de esta diversidad ha sido generalmente incompleta. En términos filosófico-científicos, este valor no sólo debe radicar en cuántas y cuáles especies son (patrones) sino también en cómo se originaron (procesos). Por ejemplo, tanto México en el norte, como Argentina y Chile en el sur, funcionaron como zona de transición-adaptación de los mamíferos, de áreas templadas a tropicales y de tropicales a templadas, respectivamente. Así tenemos que estos países, independientemente del número de especies, son importantes para la comprensión de la biodiversidad en América Latina. Posiblemente, en las *diferencias* ecológicas-evolutivas entre los países latinoamericanos es donde radica su *igualdad*. Cada país de América Latina contiene parte de la *historia natural* de los otros países, la

cual es necesaria para la comprensión del *enigma* de la gran diversidad biológica en el *Nuevo Mundo*.

ABSTRACT

Panama, with its 77,082 km², has a rich mammal fauna as a result of its geographic position; geological history, topography, climate, vegetation, and habitat diversity. With the formation of the Panamanian land bridge ~4 mya, three biological corridors were established in Central America. These corridors were a dry and cool savanna-forest in the Pacific, a warm tropical forest in the Atlantic and a mountain corridor. Through these corridors a mammal exchange between North and South America occurred. In Panama one can identify four periods in mammalian studies: 1- the Spanish Chronicles, 2- Scientific Colonialism, 3- North American Studies in the Panama Canal Area and 4- the Recent Panamanian School. Panama has 255 species of native mammals reported, which includes 12 orders, 41 families and 150 genera. Panamanian diversity in mammals is due to the high richness in the orders Chiroptera (114 spp), Rodentia (56 spp) and Cetacea (26 spp); and these are followed by Carnivora (19 spp), Didelphimorphia (11 spp), Primates (8 spp), Xenarthra (7 spp), Insectivora and Artiodactyla (5 spp each), Lagomorpha (2 spp), and Sirenia and Perissodactyla (1 sp each). There are 16 endemic species and one endemic rodent genus (*Isthmomya*). These endemics are rodents (11 spp), shrews (2 spp) and marsupials, bats and monkeys (1 spp each). The shape of the body mass distribution of Panamanian mammals is similar to that reported for North American terrestrial mammals: modal with a long tail of decreasing frequency and a pronounced right skew of the distribution. The distribution shows four range groups and frequency peaks. Most of the Panamanian mammals (60%) are within a range of 6-180 g, mostly bats and rodents. The modal frequency (41 spp) is at 14 g, and comprises mostly bats. If bats are excluded, the modal frequency is at 78 g (18 spp), and comprises mostly rodents. Mammals in Panama have 10 trophic categories, which in decreasing order are insectivory (31.1%), frugivory (25.6%), carnivory (15.4%), omnivory (13.4%), granivory (5.1%), herbivory (3.1%), folivory (2.7%), nectarivory (1.6%), and sanguivory and planktonivory (1.2% each). The zoogeographic affinity of Panamanian non-cetacean mammals is North American: 6 orders, 16 families and 19 spp; South American: 4 orders, 22 families and 145 spp; Central America: 48 spp, Panama: 16 spp and Rodentia has both North and South American origin.

Most of the Panamanian mammals (53%) occupy the whole country. There are identify nine biogeographic units in terms of habitat and non marine mammals with restricted distributions. These units are the Central Cordillera (21 spp), the Eastern Region (17 spp), the Pacific Slope (14 spp) and the Alto Darien, the Western Region, the Azuero Peninsula, the Atlantic Slope, the Panama Canal Watershed and the Insular System with 10 spp. Most endemics (10 spp) are restricted to middle or high elevations. The Alto Darien is the unit with most endemics (9 spp). Currently the Darien province which includes the Eastern

Region and the Alto Darien is an area of high diversity (~168 spp), followed by the Panama Canal Watershed (145 spp). The Darien-Choco region is not only considered as a exchange filter but as a speciation center of Neotropical mammals. Mammals from this region show three general distribution patterns, the whole Trans-Andean region, mainly Central American and mainly northern South American. These distribution patterns seem to be parapatric and are observed in nine orders.

Panama has five archipelagos, of which four are well inhabited by wild mammals. The Archipelagos of Bocas del Toro (75 spp) and Coiba (37 spp) have most of the insular species reported. The Archipelagos of Las Perlas (20 spp) and Golfo de Chiriqui (10 spp) have not been the subject of intensive studies.

Sixty two species are of special conservation concern. This includes 21, 6, and 4 species reported by CITES in appendixes I, II and III, respectively. Also this list includes 18 species reported as threatened by IUCN. Twenty four species of national concern are not included in any international list. In decreasing sequence the orders with threatened species are Rodentia (18 spp), Carnivora (10 spp), Primates and Cetacea (8 spp each), and Didelphimorphia, Xenarthra, Insectivora, Chiroptera, Sirenia, Perissodactyla, and Artiodactyla (5 spp). The list contains 12 endemics, 12 mountain, and 4 insular species. Most Panamanian mammals are threatened by habitat loss, pollution, over exploitation and introduction of exotic species. Habitat loss is due to human activities resulting in deforestation and fragmentation, such as agriculture, livestock, forestry and development projects. Pollution of soil, sea and continental waters is due to the use of pesticide, agro-industrial wastes, organic and inorganic urban wastes, oil spills and mining. Over exploitation in mammals resulted from subsistence, sport and commercial hunting. Mammals that are considered as pests or predators of resources used by humans are exterminated. The exotic species both introduced domestic and wild animals, can be competitors, predators or host of pathogens for native mammals. Panama has developed several conservation strategies with the participation of the government and NGOs, that will help mammals. Among these strategies are the creation of the Environmental General Law, a Protected Wild Land National System, a Wildlife Law as well as conservation programs dealing with zoos, sustainable development projects, ecotourism, environmental education and graduate programs in ecology and conservation. But these strategies are only in an initial phase. In the case of graduate programs, the structure of these programs, the lack of mammalogy courses, and the scarcity of mammalogists in the universities constrain the formation of Panamanian mammalogists. Panama since its formation has been a physical, biological and intellectual link in the origin, maintenance, and understanding of neotropical mammal diversity. Consequently Panama has the responsibility —not only at the country level— but also with Latin America to protect and study its mammalian fauna. To face the major threats to mammals in the XXI century Panama needs to gather information about the species number, abundance, distribution and ecological requirements. Currently this information is incomplete for most mammals, consequently their classification in any threatened category is vague or very speculative. This information can be obtained through a national inventory

and monitoring, applying modern methods of capture and observation, as well as analyzing the data using conservation biological concepts. In philosophical-scientific terms the real value of biodiversity is not how many and which species are present (patterns), but also how they originated (processes). Each Latin American country has part of the natural history of the other, which is needed to understand the enigma of the high biological diversity in the New World.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Eustorgio Méndez (Universidad de Panamá, retirado), Charles O. Handley, Jr. (National Museum of Natural History) y Nicholas Smythe (STRI, retirado) por sus enseñanzas y consejos que han sido valiosos para el desarrollo de este trabajo. También a Brian K. McNab, John F. Eisenberg y Frank J. Bonaccorso de la University of Florida por la asesoría y guía, las cuales han contribuido grandemente al desarrollo de este capítulo. A Elisabeth K. V. Kalko (Universität Ulm y STRI) por facilitar información y publicaciones útiles para los análisis de este trabajo, a David W. Roubik (STRI) por sus críticos comentarios y sugerencias al manuscrito y a S. Joseph Wright (STRI) por la revisión del resumen en inglés. Un especial agradecimiento a Timothy J. McCarthy (Carnegie Museum of Natural History) por recomendar al autor para esta obra, y a los editores Gerardo Ceballos y Javier Simonetti por la invitación a participar con esta publicación. Al Smithsonian Tropical Research Institute por apoyar los trabajos de campo, laboratorio y oficina; igualmente al Lincoln Park Zoo Scott Neotropic Fund por apoyar los estudios de campo; y al National Museum of Natural History por la beca para revisar la colección de roedores panameños en Washington D.C.

LITERATURA CITADA

- Adames, A.J. 1977. Evaluación ambiental y efectos del proyecto hidroeléctrico Fortuna. *Revista Lotería*, 254-256:1-538.
- Adler, G.H. 1996. The island syndrome in isolated populations of a tropical forest rodent. *Oecologia*, 108: 694-700.
- Aguilar, A., J. Forcada, M. Gazo y E. Badosa. 1997. Los cetáceos del Parque Nacional de Coiba. Pp. 75-106, en: *Flora y Fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá): Inventario Preliminar* (S. Castroviejo, ed). Agencia Española de Cooperación Internacional, Madrid.
- Alberico, M. 1990. A new species of pocket gopher (Rodentia: Geomyidae) from south America and its biogeographic significance. Pp. 103-111, en: *Vertebrates in the Tropics* (G. Peters y R. Hutterer, eds.). Museum Alexander Koenig, Bonn.

- Aldrich, J.W. y B.P. Bole. 1937. *The birds and mammals of the Western slope of the Azuero Peninsula*. Vol. VII. Scientific Publications Cleveland Museum Natural History, Cleveland, Ohio.
- ANAM. 1999a. *Plan de Acción Nacional sobre la Diversidad Biológica de Panamá*. Proyecto GF/1200-96-48, Panamá.
- ANAM. 1999b. *Riqueza Biológica de Panamá: Análisis de la Situación Actual*, Vol. 5. Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM), Panamá.
- ANAM. 1999c. *Áreas Protegidas de Panamá: Análisis de la Situación Actual*, Vol. 4. Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM), Panamá.
- Arango, R. 1994. Acciones estratégicas en la administración del Sistema Nacional de Areas Protegidas de Panamá. Pp. 91-99, en: *Corredores Conservacionistas en la Región Centroamericana* (A. Vega, ed.). Tropical Research and Development, Inc.-Paseo Pantera, Gainesville, Florida.
- Asamblea Legislativa. 1995. Ley N°24 del 7 de junio de 1995: Por la cual se crea la legislación de vida silvestre en la República de Panamá y se dictan otras disposiciones. *Gaceta Oficial* N°22.801. Panamá.
- Asamblea Legislativa. 1998. Ley N°41 del 1 de julio de 1998: Ley General del Ambiente. *Gaceta Oficial* N°23.578. Panamá.
- Baillie, J. y B. Groombridge. (eds.). 1996. *1996 IUCN Red List of Threatened Animals*. IUCN Gland, Suiza.
- Baker, R.H. 1991. The classification of Neotropical Mammals-A historical resúme. Pp. 7-32, en: *Latin American Mammalogy: History, Diversity and Conservation* (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Bennett, C.F. 1959. *The procurement and utilization of native animals by three different culture groups in the Republic of Panamá: a study of an aspect of tropical biogeography*. Tesis de Doctorado. University of California, Los Angeles, California.
- Bennett, C.F. 1962. The Bayano Cuna Indians, Panamá: an ecological study of diet and livelihood. *Annals Association American Geographic*, 52:32-50.
- Bennett, C.F. 1976. *Influencias humanas en la zoogeografía de Panamá*. Editorial Universitaria, Universidad de Panamá, Panamá.
- Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin Florida State Museum Biological Science*, 24:359-408.
- Bookbinder, M.P., E. Dinerstein, A. Rijal, H. Cauley y A. Rajourias. 1998. Ecotourism's support of biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 12:1399-1404.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Brown, J.H., P.A. Marquet y M.L. Taper. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist*, 142:573-584.
- Brown, K.S., Jr. 1987. Biogeography and evolution of neotropical butterflies. Pp. 66-104, en: *Biogeography and Quaternary History in Tropical America* (T.C. Whitmore y G.T. Prance, eds.). Oxford University Press, Oxford.

- Bush, M.B., D.R. Piperno, P.A. Colinvaux, L.A. Krissek, M.C. Miller y W.E. Rowe. 1992. A 14,300 yr. paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panamá. *Ecological Monographs*, 62:251-275.
- Cáceres, G., E. Durán y D. Tovar. 1986. *Enfoques sobre las acciones de la Fundación de Parques Nacionales y Medio Ambiente en apoyo a la gestión ambiental de Panamá*. Fundación de Parques Nacionales y Medio Ambiente, Panamá.
- Carpenter, C.R. 1934. A field study of the behavior and social relations of the howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comparative Psychological Monographs*, 10:1-168.
- Carrión de Samudio, J. 1992. *Local people, wildlife use and a National Park in Bocas del Toro Archipelago, Panama*. Tesis de Maestría. University of Florida, Gainesville, Florida.
- Carrión de Samudio, J. 1995. Patterns of wildlife use by cultural groups in Bocas del Toro Archipelago, Panama. Pp. 27-30, en: *Integrating People and Wildlife for a Sustainable Future* (J.A. Bissonette y P.R. Kraussman, eds.). Proceedings of the First International Wildlife Management Congress. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220, en: *Seasonally Dry Tropical Forests* (S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- CITES. 1996. *Checklist of CITES species*. World Conservation Monitoring Centre, Cambridge.
- Coates, A.G. 1997. The forging of Central America. Pp. 1-37, en: *Central America: A Natural and Cultural History* (A.G. Coates, ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Coates, A.G., J.B.C. Jackson, L.S. Collins, T.M. Cronin, H.J. Dowsett, L.M. Bybell, P. Jung, y J.A. Obando. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society American Bulletin*, 104:814-828.
- Colinvaux, P. A. 1996. Quaternary environmental history and forest diversity in the neotropics. Pp. 359-405, en: *Evolution and Environment in Tropical America* (J.B.C. Jackson, A.F. Budd, y A.G. Coates, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Cooke, R. G., D. Piperno, A. J. Ranere, K. Clary, P. Hansell, S. Olson, W. Valerio y D. Weiland. 1985. La influencia de las poblaciones humanas sobre los ambientes terrestres de Panamá entre el 10,000 A.C. y el 500 D.C. Pp. 3-25, en: *Agonía de la Naturaleza: ensayo sobre el costo ambiental del desarrollo panameño* (S. Heckadon M. y J. Espinosa, eds.). Impretex, S.A., Panamá.
- Cooke, R.G. 1972. *The Archaeology of the Western Coclé Province of Panama*. Tesis de Doctorado. University of London, Londres.
- Cooke, R.G. y A.J. Ranere. 1992. Precolumbian influences on the zoogeography of Panama: An update based on archaeofaunal and documentary data. Pp. 21-58, en: *Biogeography of Mesoamerica: Proceedings of a Symposium* (S.P. Darwin y A.L. Stevens, eds.). Tulane Studies in Zoology and Botany, supplementary publication number 1, Tulane University, Nueva Orleans, Louisiana.

- Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Pimm, M.P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe*. Banco Mundial-WWF, Washington, D.C..
- Eisenberg, J. F. 1981. *The Mammalian Radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation and behavior*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics*. Volumen 1. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Emmons, L.H. y F. Feer. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. Second Edition. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Enders, R.K. 1935. Mammalian life histories from Barro Colorado Island, Panama. *Bulletin Museum Comparative Zoology*, 78: 385-502.
- Escobar, N. 1987. *El desarrollo de la ciencias naturales y la medicina en Panamá*. Imprenta Universitaria, Universidad de Panamá, Panamá.
- Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of the two Panamanian forests. *Journal of Mammalogy*, 51:473-490.
- Galindo, P., A.J. Adames, P.H. Peralta, C.M. Johnson y R. Read. 1983. Impacto de la hidroeléctrica de Bayano en la transmisión de arbovirus. *Revista Médica de Panamá*, 2:89-134.
- Gentry, A.H. 1990. *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Goldman, E.A. 1920. Mammals of Panama. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 2498, 69:1-309.
- Gordon, B.L. 1982. *A Panamá forest and shore: a natural history and amerindian culture in Bocas del Toro*. The Boxwood Press, Pacific Grove, California.
- Graham, A. 1991. Studies in neotropical paleobotany. X. The Pliocene communities of Panama-composition, numerical representations, and paleocommunity paleoenvironmental reconstructions. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78:465-475.
- Haffer, J. 1987. Biogeography of neotropical birds. Pp. 105-150, en: *Biogeography and Quaternary History in Tropical America* (T.C. Whitmore y G.T. Prance, eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Hall, E.R. y W.B. Jackson. 1953. Seventeen species of bats recorded from Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *University Kansas Publications Museum Natural History*, 5: 641-646.
- Handley, C.O., Jr. 1966. Checklist of the Mammals of Panama. Pp. 753-795, en: *Ectoparasites of Panama* (R.L. Wenzel y V.J. Tipton, eds.). Field Museum Natural History Chicago, Chicago, Illinois.
- Handley, C.O., Jr. 1972. Mammalogy in Panama. *Bulletin Biological Society Washington*, 2:217-227.
- Handley, C.O., Jr., D.E. Wilson y A.L. Gardner (eds.). 1991. Demography of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. *Smithsonian Contributions Zoology*, 511:1-173.

- Heckadon-Moreno, S. 1998. *Naturalistas del Istmo de Panamá*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Panamá.
- Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Neotropical mammals. *Fieldiana Zoology, New Series*, 36:581-620.
- Hershkovitz, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431, en: *Evolution, mammals, and southern continents* (A. Keast, F.C. Erk y B. Glass, eds.). State University of Nueva York Press, Albany, Nueva York.
- Hershkovitz, P. 1987. A history of the recent mammalogy of the Neotropical Region from 1492 to 1850. Pp. 11-98, en: *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (B.D. Patterson y R.M. Timm, eds.). Fieldiana Zoology, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois.
- Hershkovitz, P. 1992. The South American gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* Gardner y Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): A taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana Zoology, New Series*, 70:1-56.
- Holdridge, L.R. 1982. *Ecología basada en las zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José, Costa Rica.
- Hughes, W. 1998. *Minería. Desarrollo o Destrucción?* Pastoral Social-Caritas Panamá, Panamá.
- Ibañez, C., J.L. Pérez-Jorda, J. Juste B. y A. Guillén. 1997. Los mamíferos terrestres del Parque Nacional de Coiba. Pp. 469-486, en: *Flora y Fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá): Inventario Preliminar* (S. Castroviejo, ed.). Agencia Española de Cooperación Internacional, Madrid.
- INRENARE. 1990. *Plan de acción forestal de Panamá: Documento principal*. PAFT-PAN, Panamá.
- Instituto Geográfico Nacional «Tommy Guardia». 1988. *Atlas Nacional de la República de Panamá*. Panamá.
- Jaén S.O. 1985. Nuevos hombres y ganados y su impacto en el paisaje geográfico panameño entre 1500 y 1980. Pp. 379-392, en: *The Botany and Natural History of Panama: La Botánica e Historia Natural de Panamá* (W.G. D'Arcy y M.D. Correa A., eds.). Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri.
- Kalko, E.K. V. y C.O. Handley. 1994. Evolution, biogeography, and description of a new species of fruit-eating bat, genus *Artibeus* Leach (1821), from Panamá. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 59:257-273.
- Kalko, E.K.V., C.O. Handley, Jr. y D. Handley. 1996. Organization, diversity and long-term dynamics of a neotropical bat community. Pp. 503-553, en: *Long-Term Studies of Vertebrate Communities* (M. Cody y J. Smallwood, eds.). Academic Press, Los Angeles, California.
- Kaufmann, J.H. 1962. Ecology and social behavior of the coati *Nasua narica* on Barro Colorado Island Panama. *University California Publications Zoology*, 60:95-22.
- Koopman, K.F. 1976. Zoogeography. Pp. 39-47, en: *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part I* (R.J. Baker, J.K. Jones, Jr. y D.C. Carter, eds.). Special Publication of The Museum, Texas Tech University, No. 10. Lubbock, Texas.

- Koopman, K.F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp. 273-302, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburg, Pennsylvania.
- Leigh, E.G., Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.). 1990. *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Linares, O.F. y A.J. Ranere (eds.). 1980. *Adaptive Radiations in Prehistoric Panamá*. Peabody Museum Monograph No.5. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- McClearn, D., J. Kohler, K.J. McGowan, E. Cedeño, L. G. Carbone y D. Miller. 1994. Arboreal and terrestrial mammal trapping on Gigante Peninsula, Barro Colorado Natural Monument, Panamá. *Biotropica*. 26:208-213.
- McKay, A.A. 1985. Ecología de la industria ganadera en Panamá. Pp. 393-396, en: *The Botany and Natural History of Panamá: La Botánica e Historia Natural de Panamá* (W.G. D'Arcy y M.D. Correa A., eds.). Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri.
- McNeely, J.A., K.R. Miller, W.V. Reid, R.A. Mittermeier y T.B. Werner. 1990. *Conserving The World's biological diversity*. UICN, WRI, CI, WWF-US, The World Bank, Gland, Suiza.
- Meffe, G.K. y C.R. Carroll. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates. Sutherland, Massachusetts.
- Méndez, E. 1970. Los principales mamíferos silvestres de Panamá. Edición privada, Panamá.
- Méndez, E. 1972. *Murciélagos hematófagos y su importancia médica en Panamá*. Serie Monografía Científica Técnica. C.P.Z.-3. Centro Panamericano de Zoonosis-OPS, Buenos Aires.
- Méndez, E. 1983a. Estado de la fauna de mamíferos de Panamá. *Revista Médica de Panamá*, 8:72-79.
- Méndez, E. 1983b. Los marsupiales: algunas observaciones sobre su historia y evolución. Pp. 66-72, en: *Informe Final IX CLAZ Perú* (P.G. Aguilar, ed.). Pacific Press S.A., Lima.
- Méndez, E. 1984. Mexico and Central America. Pp. 513-524, en: *White-Tailed Deer: ecology and management* (L.K. Halls, ed). Wildlife Management Institute. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Méndez, E. 1985. La conservación de la fauna silvestre en Panamá. Pp. 415-418, en: *The Botany and Natural History of Panamá: La Botánica e Historia Natural de Panamá* (W.G. D'Arcy y M.D. Correa, eds.). Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Méndez, E. 1987. *Elementos de la fauna panameña*. Imprenta Universitaria, Universidad de Panamá, Panamá.
- Méndez, E. 1990. *Identificación de los anopluros de Panamá*. Editorial Universitaria, Universidad de Panamá, Panamá.
- Méndez, E. 1993. *Los roedores de Panamá*. Edición Privada, Panamá.
- Méndez, E. 1994. Estado de la Conservación de la Biodiversidad en Panamá. Pp.74-90, en: *Corredores conservacionistas en la región centroamericana* (A. Vega, ed.). Tropical Research and Development, Inc.-Paseo Pantera, Gainesville, Florida.

- Méndez, E., F. Delgado, y D. Miranda. 1981. The coyote (*Canis latrans*) in Panama. *International Journal of Studies Animal Problems*, 2:252-255.
- Montgomery, G.G. (ed.). 1978. *The ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Montgomery, G.G. (ed.). 1985. *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Moynihan, M. 1962. Some behavior patterns of platyrrhine monkeys. I. The Night Monkey (*Aotus trivirgatus*). *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 146:1-140.
- Moynihan, M. 1976. *The New World Primates: adaptive radiation and the evolution of social behavior, languages, and intelligence*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Obaldía III, N., R.N. Rossan, R.D. Cooper, D.E. Kyle, E.O. Nuzman, R.H. Riechmann y D.E. Shanks. 1997. Wt 238605, Chlorinquine, and their combination on blood schizonticides against a chloroquine-resistant strain of *Plasmodium vivax* in *Aotus* monkeys. *American Journal of Tropical Hygiene*, 56:508-510.
- Pasos, R., P. Giro, M. Laforge, P. Torrealba y D. Kaimowitz. 1994. *El Ultimo Despale... La Frontera Agrícola Centroamericana*. Fundesca, San José.
- Piperno, D.R. 1990. Fitólitos, arqueología y cambios prehistóricos de la vegetación en un lote de 50 hectáreas en la Isla de Barro Colorado. Pp.153-156, en: *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo* (E. G. Leigh, A. S. Rand y D. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Prance, G.T. 1987. Biogeography of neotropical plants. Pp. 46-65, en: *Biogeography and Quaternary History in Tropical America* (T.C. Whitmore y G.T. Prance, eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Ratchford, M.S. 1999. *TCR Strategic Alliance: Tourism-Conservation-Research*. A report from the Conference on Heritage Tourism for the Next Millenium. American Association for the Advance of Science, Washington D.C.
- Ray, G.C., B.P. Hayden y R. Dolan. 1984. Development of a biophysical coastal and marine classification system. Pp. 39-46, en: *National Parks, conservation, and development: the role of protected areas in sustaining society* (J.A. McNelley y K.R. Miller, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Reid, F.A. 1997. *A field guide to Mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, Nueva York.
- Reis, M.S. 1996. Perfil nacional: Panamá. *Actualidad Forestal Tropical/ Bulletin*. OIMT, 5:93.
- Richard, A.F. 1985. *Primates in Nature*. W.H. Freeman and Company, Nueva York.
- Rosen, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 159-188.
- Ryan, R.M. 1963. The biotic provinces of Central America. *Acta Zoológica Mexicana*, 6:1-54.
- Savage, J.M. 1974. The isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Contributions in Science, Los Angeles Country Museum of Natural History*, 260:1-51.

- Schneider, H., M.P.C. Schneider, I. Sampaio, M.L. Harada, M. Stanhope, J. Czelusniak y M. Goodman. 1993. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetic Evolution*, 2:225-242.
- Sevilla, E.L. 1996. *Consolidación del Sistema Mesoamericano de Áreas Protegidas, Zonas de Amortiguamiento y Corredores Biológicos (Corredor Biológico Mesoamericano)*. CCAD, San José.
- SICA. 1999. *Lista de fauna de importancia para la conservación en Centroamérica y México*. SICA, CCAD, WWF, UICN, San José.
- Smythe, N. y O. Brown de Guanti. 1995. *La domesticación y cría de la paca (Agouti paca)*. *Guía de Conservación*. No.26. FAO, Roma.
- Smythe, N., M. Gallardo, M.Z. Jiménez y M. Moreno. 1995. *Inventario biológico del canal de Panamá: Estudio Mastozoológico*. *Scientia (Panamá) Número Especial*, 2:165-171.
- Soulé, M.E. 1986. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Soulé, M. E. y B. A. Wilcox. 1980. *Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Stehli, F.G. y S.D. Webb. (eds.). 1985. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, Nueva York.
- TNC. 1997. *Designing a geography of hope: guidelines for ecoregion-based conservation in the nature conservancy*. The Nature Conservancy, Washington, D.C.
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. Pp. 93-111, en: *Biological Diversification in the Tropics* (G.T. Prance, ed.). Columbia University Press, Nueva York.
- Tosi, J.A., Jr. 1971. *Zonas de vida. Inventario y demostraciones forestales*. Panamá. FO:SF/PAN 6 Informe Técnico 2. PNUD-FAO, Roma.
- Tovar, D. 1996. *Plan del Sistema Nacional de Áreas Protegidas y Corredores Biológicos*. CCAD-INRENARE, Proyecto PNUD/GEF RLA-95/G-41, Panamá.
- Van der Hammen, T. 1982. Paleogeography of tropical South America. Pp. 60-66, en: *Biological Diversification in the Tropics* (G.T. Prance, ed.). Columbia University Press, Nueva York.
- Ventocilla, J. 1992. Cacería y subsistencia en Cangandi, una comunidad de los indígenas Kuna. *Hombre y Ambiente*. 23:1-156.
- Voss, R.S. y L.H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assesment. *Bulletin American Museum Natural History*, 230:1-115.
- Webb, S.D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology*, 2:216-234.
- Webb, S.D. 1977. A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:288-702.
- Webb, S.D. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World, Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9:393-426.
- Webb, S.D. 1985. Late cenozoic mammals dispersal between the Americas. Pp. 5-31, en: *The Great American biotic interchange* (S.D. Webb y D. Stehli, eds.). Plenum Press, Nueva York.

- Wenzel, R.L. y V.J. Tipton. 1966. *Ectoparasites of Panama*. Field Museum Natural of History. Chicago, Illinois.
- Wilson, D.E. 1996. Neotropical bats: a checklist with conservation status. Pp. 167-178, en: *Neotropical Biodiversity and Conservation* (A.C. Gibson, ed.). Occasional Publications Mildred E. Mathias Bot. Gard. 1., University of California, Los Angeles, California.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Second edition. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Wilson, D.E., F. Russell Cole, J.D. Nichols, R. Rudran y M.S. Foster. 1996. *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Wright, S.J., C. Carrasco, O. Calderon y S. Paton. 1999. The El Niño oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80:1632-1647.
- Wright, S.J., M.E. Gompper y B. DeLeón. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos*, 71:279-294.

MAMÍFEROS DE PARAGUAY

PHILIP MYERS¹, ANDREW TABER² e ISABEL GAMARRA DE FOX³

¹*Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, MI 48109 E.U.A.;*

²*Wildlife Conservation Society, Bronx, NY 10460 E.U.A.;*

³*Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, Sucursal 1,
San Lorenzo, Paraguay.*

INTRODUCCIÓN

Paraguay es poco conocido para los mastozoólogos. Todavía en los primeros años del decenio de 1970 deambulaban en el Chaco de Paraguay manadas del pecarí del Chaco (*Catagonus wagneri*), una especie grande, diurna y en ese entonces común, que ningún científico occidental había visto viva (Wetzel *et al.*, 1975). Por otra parte, Paraguay fue el sitio de algunas de las primeras publicaciones sobre mamíferos de Sudamérica, como por ejemplo y Azara (1801, 1802); Dobrizhoffer (1822) y Sánchez Labrador (Sainz Ollero *et al.*, 1989). Entre los trabajos más antiguos sobre historia natural y morfología de los mamíferos de Sudamérica están descripciones de especies provenientes de Paraguay, y en las que se basó la descripción científica de un gran número de mamíferos neotropicales comunes y ampliamente distribuidos.

Paraguay se encuentra entre los 54°15' y 62°38' de longitud O y 19°18' y 27°30' de latitud S, al este de los Andes y abarca 406,582 km². El país no tiene costa pero tiene acceso navegable al mar a través de los ríos Paraguay y Paraná. Paraguay carece de la diversidad topográfica de sus vecinos del oeste y el sur, y las altitudes más elevadas son menores a los 800 msnm.

Tiene un clima “continental tropical” (Farina Sánchez, 1973). La temperatura media anual aumenta a lo largo de un gradiente que va desde el Río Paraná en el sureste del país (21.8°C) hasta el Chaco noroccidental (26°C). La precipitación anual disminuye a lo largo del mismo gradiente, desde más de 1,700 mm en el sureste hasta menos de 500 mm en el noroeste. Tanto la temperatura como la precipitación varían considerablemente a lo largo del año; en general, desde mayo hasta septiembre son más secos y fríos. Las heladas ocurren regularmente en los meses de invierno excepto en el norte del

país. Las tormentas invernales generalmente provienen del sur; estas tormentas, las cuales pueden durar varios días, traen frío y condiciones nubladas con lluvias ligeras. En esta época las temperaturas pueden descender abajo de 0°C ó pasar los 30°C. En contraste, las lluvias de verano generalmente son breves pero intensas y muy locales. Las temperaturas en verano generalmente se mantienen altas. Los registros climáticos de Paraguay están resumidos en Farina Sánchez (1973) y Gorham (1973).

En este trabajo se presenta una síntesis sobre los mamíferos de Paraguay. Está organizado en cuatro secciones. En la primera se presenta un resumen de la historia del estudio de los mamíferos en Paraguay, desde las primeras observaciones de misioneros jesuitas hasta nuestros días, en los que han empezado a trabajar conjuntamente científicos de Paraguay y extranjeros para aprender sobre la sistemática, ecología y conservación de los mamíferos del país. A esta sección sigue una revisión de la diversidad taxonómica, ecológica y biogeográfica. La sección siguiente proporciona una lista preliminar de las especies que consideramos merecen atención especial dado el estado precario de sus poblaciones. Finalmente, se discuten las amenazas que existen para los mamíferos, el sistema actual de áreas protegidas y los planes que hay para expandirlo. El manuscrito fue terminado a principios de 1996. Desde entonces ha habido publicaciones de historia natural, distribución y conservación de los mamíferos del país, que no son revisadas aquí. Entre estos trabajos más recientes, hay publicaciones sobre la taxonomía de quirópteros (e.g. Baud y Menu, 1993; López *et al.*, 2001; Williams *et al.*, 1995), roedores (e.g., Bandouk *et al.*, 1996; Musser *et al.*, 1998) y felinos (García-Perea, 1994); cariología (Giménez *et al.*, 1996; Palma, 1995); parasitología y epidemiología (Durette-Desset y Vaucher, 1999; Fujita *et al.*, 1995; Sheeler-Gordon y Smith, 2001; Williams *et al.*, 1997); ecología e historia natural (e.g., Stevens, 2001; Taber *et al.*, 1994, 1997; Willig *et al.*, 2000); y conservación, incluyendo desde los efectos de la cacería, efectividad de las áreas protegidas hasta manejo en cautiverio (e.g., Callahan y Dulaney, 1997; Handen *et al.*, 1994; Hill *et al.*, 1997; Yahnke *et al.*, 1997, 1998).

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOLÓGICO

Los primeros escritos más o menos amplios sobre la fauna de Paraguay son los de misioneros jesuitas, que trabajaron entre 1550 y 1770. Estas crónicas proporcionan descripciones de la historia natural de los animales y las plantas que

ellos encontraban o que les fueron descritos. Dos de estas obras contienen descripciones de un gran número de vertebrados: *Paraguay Natural* de José Sánchez Labrador (Sainz Ollero *et al.*, 1989) y *An account of the Abipones, an equestrian people of Paraguay* de Martin Dobrizhoffer (1822). La mayoría de las especies descritas en esas obras eran comunes y tenían importancia económica para los nativos y los extranjeros. Sin embargo, esas descripciones alternan con relatos, que generalmente eran de segunda mano, de seres míticos que poblaban los bosques y aterrorizaban a los Guaraníes.

La primera publicación sobre la historia natural de Paraguay que tuvo un impacto importante para la mastozoología actual es la del cartógrafo español Don Félix de Azara, un historiador natural y excelente observador que vivió en Paraguay desde 1781 hasta 1800 (Apéndice 1). Azara viajó extensamente en el este de Paraguay y Argentina, colectando ejemplares y reuniendo información sobre los cuadrúpedos de estos lugares. Se publicaron dos versiones ligeramente diferentes de sus observaciones sobre los mamíferos, una en francés (1801) y otra en español (1802). La edición española incluye 11 especies adicionales y descripciones más extensas de otras. El Tomo I contiene exclusivamente mamíferos e incluye a 32 especies; el Tomo II contiene las descripciones de 45 especies de mamíferos (sin contar las especies introducidas) además de capítulos sobre caimanes y seis especies de lagartijas.

Azara era un observador cuidadoso que registraba sus observaciones con gran detalle. Sus relatos contienen las primeras descripciones de mamíferos de Paraguay que son lo suficientemente detalladas como para reconocerlas hoy en día. Posiblemente hasta 62 de las 77 especies que describió eran nuevas para la ciencia (Hershkovitz, 1987). Sin embargo, sólo les daba nombres comunes (a menudo en Guaraní) y no usaba nomenclatura linneana. Por ejemplo, describió “guazubira”, *Mazama gouazoubira*. Esto llevó a que otros autores usaran sus descripciones como base para darles nombres binomiales (generalmente) a tales especies, como por ejemplo *Oligoryzomys nigripes* (Olfers) y *Oryzomys cephalotes* (Desmarest). El primero probablemente fue Gotthelf Fischer (1814), algunos de cuyos nombres todavía se usan, por ejemplo *Pseudalopex gymnocercus* (Langguth, 1966). Pero muchos de los nombres no eran binomiales y no se sabe con certeza si Fischer pretendía proporcionarles nombres lineales formales a las especies de Azara (Sabrosky, 1967). En este trabajo empleamos algunos de los nombres de Fischer, siguiendo a Hershkovitz (1987). Otros autores importantes que usaron las descripciones de Azara son Desmarest (1819), Illiger (1815), Hershkovitz (1959), Langguth (1966) y Olfers (1815).

Si bien las descripciones de Azara son muy detalladas y exactas, la mayoría de los caracteres que registró son compartidos por varias especies hermanas o son difíciles de interpretar. Algunas de las especies que describió pertenecen a géneros grandes y complejos, y Azara no describió los detalles sutiles que emplean los taxónomos actuales para diferenciar especies cercanamente emparentadas, como en los géneros *Oryzomys* y *Oligoryzomys*. Existen holotipos para pocos de los taxa que describió (12 de las 62 especies basadas en sus descripciones; Hershkovitz, 1987). Además, a menudo no reportó la localidad de colecta con precisión. Estos problemas han causado que existan incertidumbres sobre la identidad de algunas de sus especies y existen numerosos trabajos que intentan aclarar esta situación (Allen, 1902; Hershkovitz, 1959; Myers y Carleton, 1981; Tate, 1932; Thomas 1901a).

A lo largo de la primera mitad del siglo XIX, durante la dictadura de Gaspar Rodríguez de Francia, la frontera de Paraguay estuvo cerrada para prácticamente todos los extranjeros. Una persona que se encontraba en Paraguay en contra de su voluntad era Johann Rudolph Rengger, un naturalista y farmacéutico suizo que vivió en este país entre 1819 y 1826. En 1830, publicó *Naturgeschichte der Säugethiere von Paraguay*, la cual contiene relatos amplios sobre la apariencia e historia natural de 60 especies nativas. De éstas, nueve se describieron como nuevas y se les asignó nombres binomiales. Tres de estos nombres, *Calomys callosus*, *Proechimys longicaudatus* y *Lutra paranensis*, todavía están en uso; la última, como subespecie de *Pteronura brasiliensis*.

Durante la década de 1860, la población de Paraguay fue diezmada por una guerra y hubo pocos estudios sobre su fauna durante e inmediatamente después del conflicto. A fines del siglo XIX y principios del XX, el inglés William Foster realizó colectas extensas cerca de Villarrica y Sapucay, en el oriente de Paraguay. Envío los ejemplares al Museo Británico (British Museum of Natural History), donde fueron estudiados por Oldfield Thomas y posteriormente por otros. Las colectas de Foster proporcionaron la base para la descripción de por lo menos 15 especies o subespecies (Miller, 1913; Thomas, 1901b, 1903, 1913, 1915, 1924).

Otros científicos que trabajaron en Paraguay a fines del siglo XIX y principios del XX incluyen a Moisés S. Bertoni y A. de Winkelried Bertoni. El último publicó *Fauna Paraguaya* en 1939, un catálogo completo de los vertebrados de Paraguay. El naturalista británico J.G. Kerr visitó el Chaco en 1889-91 y 1896-7 y su relato popular, publicado en 1950, incluye descripciones

de los hábitats y las poblaciones de muchas especies de vertebrados avistadas o colectadas por su expedición (Kerr, 1950).

A principios del siglo XX Paraguay fue visitado por una expedición encabezada por Hans Krieg (1929); los ejemplares colectados en esta expedición son la base de una serie de trabajos sobre la sistemática e historia natural de mamíferos sudamericanos (Krumbiegel, 1940a-e, 1941a-e, 1942a-c). En esta misma época, B. Podtiaguin (1944) publicó un catálogo completo de murciélagos filostómidos del país. El catálogo proporciona descripciones y localidades de colecta de las especies conocidas en aquella época.

En años recientes, ha aumentado considerablemente el interés por los mamíferos de Paraguay. En 1972, Philip Myers y Ralph Wetzel comenzaron proyectos independientes que condujeron a un esfuerzo conjunto de revisión de la fauna de mamíferos del país. Se colectaron miles de ejemplares, los cuales fueron depositados en colecciones en Paraguay, el Museo de Zoología de Vertebrados (Universidad de California, Berkeley), el Museo de Zoología (Universidad de Michigan) y el Museo de la Universidad de Connecticut. Investigaciones basadas en esas colecciones ya han permitido la elaboración de revisiones de varios grupos de mamíferos (Myers, 1989: *Akodon*; Myers y Carleton, 1981: *Oligoryzomys*; Wetzel, 1980: *Cabassous*; Wetzel, 1985: *Dasypodidae*). También han generado varios primeros registros para Paraguay, como, por ejemplo, *Monodelphis domestica*, *Myotis simus* y *Chaetophractus villosus* (Myers y Wetzel, 1979, 1983; Myers *et al.*, 1983; Wetzel y Lovett, 1974), la descripción de dos especies de roedores (Myers, 1977a; Myers y Carleton, 1981) y un armadillo (Wetzel, 1980), y publicaciones sobre la historia natural y otros aspectos de la biología de varias especies (Berrie, 1978; Myers, 1977b, 1981; Nachman, 1992a, b; Nachman y Myers, 1989; Wetzel, 1982). El estudio de estos ejemplares todavía continúa. Quizás el resultado más impresionante de estos esfuerzos ha sido el re-descubrimiento de una especie de pecarí, *Catagonus wagneri*, la cual se creía extinta desde el Pleistoceno (Wetzel *et al.*, 1975). Este especie ha servido de inspiración para una serie de estudios sobre sistemática y ecología (Benirschke *et al.*, 1985; Brooks, 1992a; Mayer y Brandt, 1982; Taber, 1990, 1991; Taber *et al.*, 1993; Wetzel, 1977a, b, 1981) y ha producido un esfuerzo cooperativo de investigación y conservación por parte del Ministerio de Agricultura y Ganadería, Wildlife Conservation International y el grupo de especialistas de cerdos y pecaríes de la UICN (Taber, 1991; Taber *et al.*, 1993).

A finales de la década de los años 70 y principios de los 80, Paraguay también fue visitado varias veces por investigadores del Museo de Ginebra.

Las colecciones hechas por estos investigadores sirvieron de base para los trabajos de Baud (1981, 1989) sobre murciélagos, las cuales registraron dos especies nuevas para el país, una de ellas, *Macrophyllum macrophyllum*, también fue registrada por Wilson y Gamarra de Fox (1989), y para los de Roguín (1986), quien registró la presencia de *Cabassous unicinctus*.

El aumento en el conocimiento y el interés en las faunas locales propició el establecimiento, a mediados y finales de la década de los 70, de un esfuerzo cooperativo entre el Servicio Forestal del Ministerio de Agricultura y Ganadería, el Servicio de Fauna Silvestre de Estados Unidos (USFWS) y los Cuerpos de Paz, con la idea de llevar a cabo una evaluación completa de la fauna y de iniciar estudios sobre la historia natural y estado de conservación de muchas especies de mamíferos de Paraguay. Este esfuerzo resultó en el establecimiento del Museo Nacional de Historia Natural y una serie de publicaciones por parte de sus investigadores asociados (Brooks, 1992a, b; Byrd *et al.*, 1987; Stallings, 1984, 1985, 1986; Stallings y Mittermeier, 1983; Stallings *et al.*, 1989; Wilson y Gamarra de Fox, 1989). Desde julio de 1995 hasta el presente, la Universidad de Texas Tech con sus investigadores principales Michael Willig y Robert Owen, así como estudiantes de dicha institución, han realizado investigaciones sobre los micromamíferos del Paraguay y sus ectoparásitos en colaboración con el Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay y la Dirección de Parques Nacionales y Vida Silvestre. Asimismo, Jorge Van Humbeck, Julián Ortíz y Walter Silvera, funcionarios que trabajan en el Zoológico de la Hidroeléctrica Itaipú Binacional, y Nora Neris de Colman, de CITES-Paraguay, también se encuentran haciendo investigación con mamíferos.

La publicación reciente de un volumen muy útil que proporciona la identificación y localidades de organismos paraguayos de todo tipo, incluyendo mamíferos, incorporados a colecciones tanto nacionales como extranjeras, es la evidencia más reciente de la cooperación internacional (Romero, 1996).

DIVERSIDAD DE ESPECIES

Actualmente se conocen 156 especies de mamíferos nativos en Paraguay (cuadro 1). Sin embargo, probablemente ocurren otras 30 ó 35 especies, con base en sus requerimientos de hábitat y su presencia en países aledaños. Las 156 especies están clasificadas en 105 géneros, 30 familias y 9 órdenes, o sea que hay un promedio de 1.49 especies por género. Los murciélagos componen el grupo más

Cuadro 1. Especies de mamíferos restringidos al este de Paraguay, al Chaco y que se encuentran en ambas regiones.

Exclusivas del este de Paraguay	Distribuidas en ambas regiones	Exclusivas del Chaco
DIDELPHIMORPHIA		
	Didelphidae	
<i>Monodelphis sorex</i>	<i>Gracilinanus agilis</i>	
<i>Monodelphis scalops</i>	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	
<i>Caluromys lanatus</i>	<i>Philander opossum</i>	
<i>Micoureus demerarae</i>	<i>Didelphis albiventris</i>	
<i>Didelphis aurita</i>	<i>Lutreolina crassicaudata</i>	
	<i>Monodelphis domestica</i>	
	<i>Chironectes minimus</i>	
	<i>Thylamys pusilla</i>	
	<i>Thylamys macrura</i>	
XENARTHRA		
	Dasypodidae	
<i>Cabassous unicinctus</i>	<i>Dasypus hybridus</i>	<i>Chaetophractus vellerosus</i>
	<i>Dasypus novemcinctus</i>	<i>Cabassous chacoensis</i>
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	<i>Chaetophractus villosus</i>
	<i>Priodontes maximus</i>	<i>Chlamyphorus retusus</i>
	<i>Cabassous tatouay</i>	<i>Tohyptes matacus</i>
	Myrmecophagidae	
	<i>Tamandua tetradactyla</i>	
	<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	
	Bradypodidae	
		<i>Bradypus variegatus</i>

Cuadro 1. Continuación...

Exclusivas del este de Paraguay	Distribuidas en ambas regiones	Exclusivas del Chaco
CHIROPTERA		
Emballonuridae		
<i>Peropteryx macrotis</i>		
Natalidae		
<i>Natalus</i> sp		
Noctilionidae		
	<i>Noctilio albiventris</i>	
	<i>Noctilio leporinus</i>	
Phyllostomatidae		
<i>Phyllostomus hastatus</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	
<i>Phyllostomus discolor</i>	<i>Chrotopterus auritus</i>	
<i>Tonatia silvicola</i>	<i>Tonatia bidens</i>	
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	<i>Artibeus planirostris</i>	
<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	
<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Sturnira lilium</i>	
<i>Artibeus fimbriatus</i>	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	<i>Diaemus youngi</i>	
<i>Vampyressa pusilla</i>		
Vespertilionidae		
<i>Eptesicus diminutus</i>	<i>Eptesicus brasiliensis</i>	
<i>Myotis ruber</i>	<i>Eptesicus furinalis</i>	
<i>Myotis levis</i>	<i>Histiotus velatus</i>	
	<i>Lasiurus borealis</i>	
	<i>Lasiurus cinereus</i>	
	<i>Lasiurus ega</i>	
	<i>Myotis albescens</i>	
	<i>Myotis nigricans</i>	

Cuadro 1. Continuación...

Exclusivas del este de Paraguay	Distribuidas en ambas regiones	Exclusivas del Chaco
	<i>Myotis riparius</i> <i>Myotis simus</i>	
	Molossidae	
	<i>Eumops auripendulus</i> <i>Eumops bonariensis</i> <i>Eumops glaucinus</i> <i>Eumops perotis</i> <i>Molossops abrasus</i> <i>Molossops planirostris</i> <i>Molossops temminckii</i> <i>Molossus ater</i> <i>Molossus molossus</i> <i>Nyctinomops macrotis</i> <i>Nyctinomops laticaudatus</i> <i>Promops centralis</i> <i>Promops nasutus</i> <i>Tadarida brasiliensis</i>	<i>Eumops dabbeni</i>
	PRIMATES	
	Callitrichidae	<i>Callithrix argentata</i>
	Cebidae	
<i>Cebus apella</i>	<i>Alouatta caraya</i>	<i>Aotus azarai</i> <i>Callicebus donacophilus</i>
	CARNIVORA	
	Canidae	
<i>Speothos venaticus</i>	<i>Cerdocyon thous</i>	

Cuadro 1. Continuación...

Exclusivas del este de Paraguay	Distribuidas en ambas regiones	Exclusivas del Chaco
	<i>Pseudalopex gymnocercus</i> <i>Chrysocyon brachyurus</i>	
	Procyonidae	
	<i>Nasua nasua</i> <i>Procyon cancrivorus</i>	
	Mustelidae	
<i>Conepatus humboldti</i>	<i>Eira barbara</i> <i>Galictis cuja</i> <i>Lontra longicaudis</i> <i>Pteronura brasiliensis</i>	<i>Conepatus chinga</i>
	Felidae	
<i>Leopardus tigrinus</i>	<i>Herpailurus yagouaroundi</i> <i>Leopardus wiedii</i> <i>Leopardus pardalis</i> <i>Panthera onca</i> <i>Puma concolor</i> <i>Oncifelis colocolo</i> <i>Oncifelis geoffroyi</i>	
	ARTIODACTYLA	
	Camelidae	
		<i>Lama guanicoe</i>
	Cervidae	
<i>Mazama nana</i>	<i>Blastocerus dichotomus</i> <i>Ozotoceros bezoarticus</i> <i>Mazama americana</i>	

Cuadro 1. Continuación...

Exclusivas del este de Paraguay	Distribuidas en ambas regiones	Exclusivas del Chaco
	<i>Mazama gouazoubira</i>	
	Tayassuidae	
	<i>Tayassu tajacu</i>	<i>Catagonus wagneri</i>
	<i>Tayassu pecari</i>	
	PERISSODACTYLA	
	Tapiridae	
	<i>Tapirus terrestris</i>	
	RODENTIA	
	Muridae	
<i>Akodon cursor</i>	<i>Akodon azarae</i>	<i>Akodon toba</i>
<i>Akodon nigrita</i>	<i>Bolomys lasiurus</i>	<i>Andalgalomys pearsoni</i>
<i>Calomys musculus</i>	<i>Calomys callosus</i>	<i>Calomys laucha</i>
<i>Nectomys squamipes</i>	<i>Holochilus chacarius</i>	<i>Graomys griseoflavus</i>
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	<i>Oecomys mamorae</i>	<i>Holochilus brasiliensis</i>
<i>Oryzomys buccinatus</i>	<i>Oligoryzomys chacoensis</i>	<i>Pseudoryzomys simplex</i>
<i>Oryzomys capito</i>	<i>Oligoryzomys microtis</i>	
<i>Oryzomys intermedius</i>	<i>Oryzomys ratticeps</i>	
<i>Oxymycterus delator</i>	<i>Scapteromys tumidus</i>	
	Erethizontidae	
<i>Coendou prehensilis</i>		
<i>Sphiggurus spinosus</i>		
	Chinchillidae	
		<i>Lagostomus maximus</i>
	Caviidae	
	<i>Cavia aperea</i>	<i>Galea musteloides</i>
		<i>Dolichotis salinicola</i>

Cuadro 1. Continuación...

Exclusivas del este de Paraguay	Distribuidas en ambas regiones	Exclusivas del Chaco
	Dasyproctidae <i>Dasyprocta azarae</i>	
<i>Agouti paca</i>	Agoutidae	
<i>Ctenomys</i> sp	Ctenomyidae	<i>Ctenomys boliviensis</i> <i>Ctenomys conoveri</i> <i>Ctenomys dorsalis</i>
<i>Chomys laticeps</i> <i>Euryzygomatomys spinosus</i> <i>Kannabateomys amblyonyx</i>	Echimyidae <i>Thricomys aperiodes</i>	<i>Proechimys longicaudatus</i>
	Myocastoridae <i>Myocastor coypu</i>	
	Hydrochoeridae <i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	
	LAGOMORPHA	
	Leporidae <i>Sylvilagus brasiliensis</i>	

diverso (49 especies, 31.4%); los roedores son casi igual de diversos (43 especies, 27.6%) y los carnívoros incluyen 20 especies (12.8%). Xenarthra y Didelphimorphia, grupos sudamericanos muy antiguos, también están bien representados, con 14 especies (9.0%) cada uno (Fig. 1). Estas proporciones

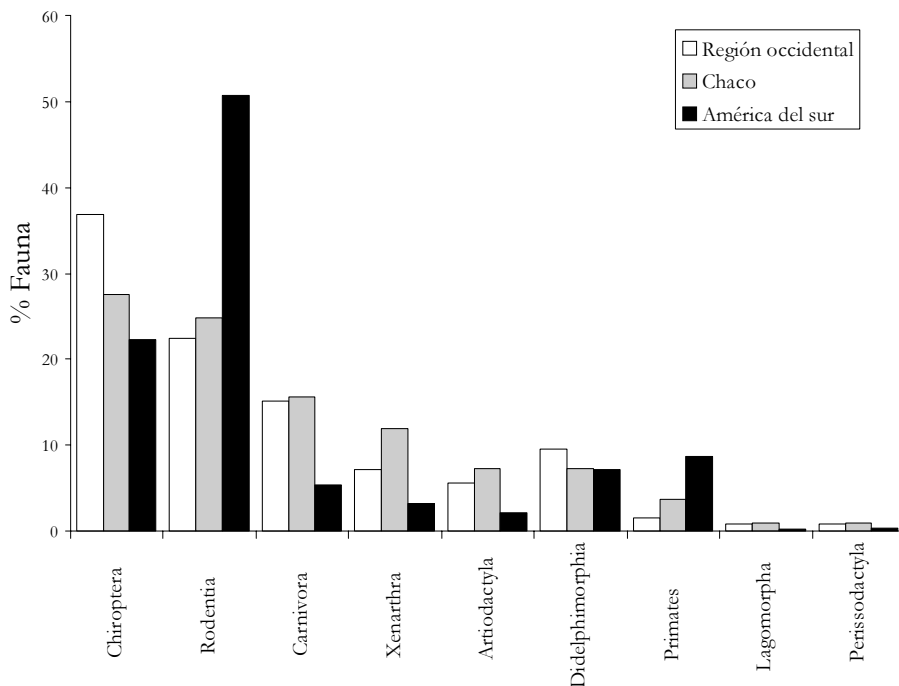


Figura 1. Diversidad taxonómica de los mamíferos de Paraguay. Todas las especies en cada región están graficadas, incluyendo a las especies que ocurren en ambas regiones. Los datos para América del Sur son de Cabrera (1957-1961).

difieren de las de la fauna de toda Sudamérica, en el que la mayor proporción es la representada por roedores (45%) y murciélagos (39%), mientras que el 8% son marsupiales, 5% son carnívoros y menos de 5% pertenecen al orden Xenarthra (Gamarra de Fox y Martín, 1996; Wilson y Reeder, 1993).

Se conocen aproximadamente 130 especies de mamíferos de la Región Oriental (cuadro 1). El número que se ha registrado en el Chaco, 116 especies, es sorprendentemente alto, tal como lo remarcen Redford *et al.* (1990), considerando que los hábitats son menos tropicales. Cuarenta especies se encuentran en Paraguay únicamente en la Región Oriental y 26 únicamente en el Chaco. Las dos regiones también difieren en su composición taxonómica. La Región Oriental es particularmente rica en murciélagos y marsupiales, mientras que el

Chaco tiene una proporción substancialmente más alta de *Xenarthra* (Fig. 1). El menor número de murciélagos en el Chaco se debe al número muy bajo de filostómidos, mientras que el número mayor de *Xenarthra* en esta región se explica principalmente por el número de especies de armadillos.

Endemismo

Paraguay es un país relativamente pequeño que carece de la gran diversidad topográfica de sus vecinos. Los hábitats del Chaco también se encuentran en Argentina y Bolivia mientras que los bosques y selvas subtropicales y tropicales y las sabanas de la Región Oriental también se extienden a las partes adyacentes de Brasil y Argentina (Eckle, 1959; Hayes, 1995; Short, 1975). Por lo tanto no es sorprendente que posee sólo dos especies endémicas de mamíferos: *Ctenomys dorsalis* y *Oxymycterus delator*. Los dos son roedores, el primero proveniente del Chaco y el segundo de la Región Oriental. Ambos tienen una distribución restringida pero donde se encuentran, no son raros.

Masas corporales

El porcentaje de especies en las diferentes clases de tamaño se muestra en la Figura 2 con las faunas del Chaco y de la Región Oriental por separado. La curva muestra un pico sorprendente alrededor de los 3,000 g, principalmente a causa del gran número de carnívoros y edentados pequeños. La proporción de especies pequeñas es más elevada en la Región Oriental debido al número elevado de murciélagos, mientras que en el Chaco la mayor proporción de especies son las que pesan entre 500-1,000 g (xenartros, primates pequeños y roedores ctenómidos).

Categorías tróficas

En las faunas del Chaco y de la Región Oriental hay diferencias significativas en el número relativo de especies en las diferentes categorías tróficas (Fig. 3). La diferencia principal es en la proporción de especies frugívoras como *Pygoderma bilabiatum* y *Caluromys lanatus*, que es menor en el Chaco, y herbívoras como *Galea musteloides* y *Mazama gouazoubira*, que es menor en la Región Oriental. Cuando se incluyen sólo aquellas especies que se restringen a una de estas regiones, se manifiesta un patrón todavía más conspicuo. La fauna

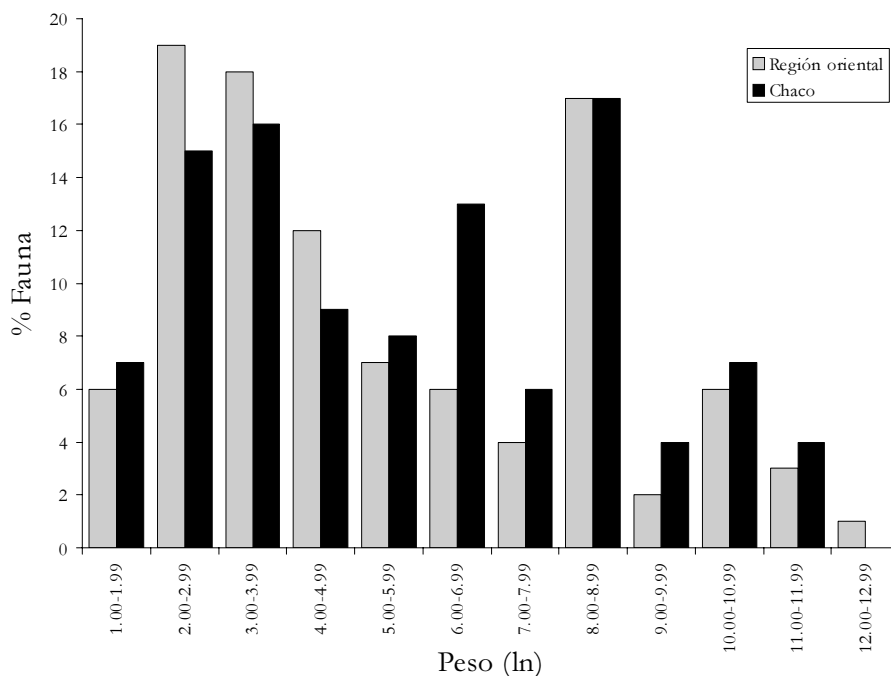


Figura 2. Distribución de los pesos de los mamíferos de Paraguay. La mayor parte de los pesos fueron tomadas de Redford y Eisenberg (1992).

del Chaco se compone predominantemente de especies omnívoras (e. g., *Nasua nasua*, *Dasyfus novemcinctus*) y herbívoras, mientras que la fauna de la Región Oriental tiene relativamente más especies insectívoras y frugívoras y, menos omnívoras y herbívoras. Las especies que abarcan ambas regiones tienden a ser insectívoras (murciélagos molósidos y vespertiliónidos) y omnívoras, aunque también están representadas las herbívoras y carnívoras.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

A pesar de ser relativamente pequeño, Paraguay contiene un grupo diverso de ecosistemas. Estos se clasifican en dos grandes grupos biogeográficos, uno al este del Río Paraguay (Región Oriental) y el otro al oeste (el Chaco). La

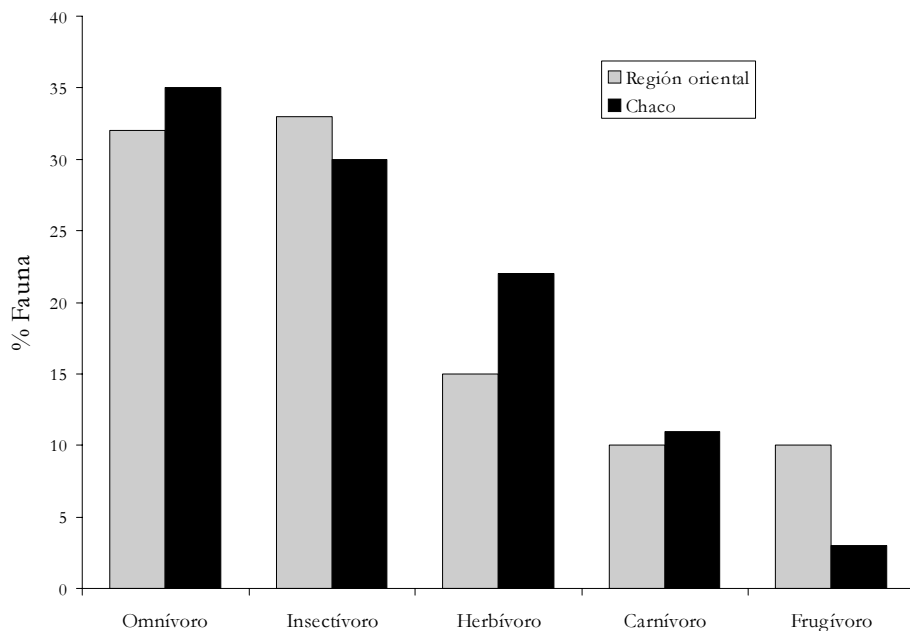


Figura 3. Hábitos alimenticios de los mamíferos de Paraguay. No se graficaron una especie sanginívora (*Desmodus rotundus*) y una especie nectarívora (*Glossophaga soricina*). Todas las especies que se encuentran en cada región (Chaco y el Este), están graficadas, incluyendo a las especies que se encuentran en ambas regiones.

Región Oriental se puede dividir en seis ecoregiones (Acevedo *et al.*, 1990). La primera, la Ecoregión de Aquidaban, se encuentra en el noroeste de la Región Oriental. Está conformada por llanuras y lomeríos suaves cubiertos de pastizales con bosquetes pequeños. Al este se encuentra la Ecoregión de Amambay, que tiene una topografía más variada y con afloramientos de basalto precámbrico (Eckle, 1959). A lo largo de la frontera oriental de Paraguay se encuentra la Ecoregión del Alto Paraná, con superficies onduladas atravesadas por cañones profundos. Originalmente la superficie estaba cubierta por bosque subtropical que en algunos sitios alcanzaba gran altura y complejidad. Esta probablemente es la región de mayor biodiversidad de Paraguay (Acevedo *et al.*, 1990). La

parte central de la Región Oriental, desde su frontera con Argentina en el sur casi hasta Brasil, es la Ecorregión de la Selva Central. Su topografía es variada y compleja. Sus hábitats van desde las selvas tropicales húmedas hasta los bosques subtropicales relativamente secos y los pastizales naturales. Se ha usado con fines agrícolas gran parte de esta región desde los principios de la colonización del país. La Ecorregión del Litoral Central se encuentra a lo largo del Río Paraguay en el occidente de la Región Oriental, desde poco al sur de Asunción hasta la ciudad boreal de Concepción. Su superficie es plana con grandes extensiones inundables. En ella se encuentran “islas” de árboles bajos y arbustos rodeados de pastizales naturales o inducidos. Algunas partes parecen ser transicionales con el Chaco oriental, y en algunos casos, pudieron haberse aislado del Chaco por meandros del Río Paraguay. Esta región también ha sido ampliamente perturbada por muchas generaciones de seres humanos. La última ecorregión, la de Neembucú, se encuentra en el suroeste de la Región Oriental. Comprende una enorme planicie pantanosa, gran parte de la cual a menudo se encuentra inundada. Al igual que el Litoral Central, su vegetación primaria consiste de grupos pequeños de árboles rodeados de pastizales extensos.

El Chaco del oeste de Paraguay comprende el 61% del país (249,525 km²). Es una gran planicie aluvial formada por escurrimiento de los Andes (Eckle, 1959) y se eleva gradualmente hacia el oeste (2.3 m/km; Gorham, 1973). En el este, cerca del Río Paraguay, los suelos son arcillas finas con drenaje pobre que están sujetas a inundaciones durante la época de lluvia. Hacia el noroeste, los suelos se tornan más arenosos y permeables, y en el extremo noroeste desarrollan dunas. Hacia el noreste se encuentran suelos arenosos rojizos parecidos a los del este de Paraguay y del cerrado brasileño.

Estudios recientes han dividido al Chaco de Paraguay en doce biomas principales (Acevedo *et al.*, 1993; también véase Adamoli *et al.*, 1972; Short, 1975). A lo largo del Río Paraguay (Bioma 1) y, en menor grado, a lo largo del Río Pilcomayo (Bioma 12), se encuentran amplias planicies inundables y pantanos. La superficie está cubierta por pantanos y manchones de sabana con palmeras, interrumpidas por bosques de galería bajos y selvas abiertas con matorrales que se extienden hacia el noroeste por lo menos 50-150 km (Biomás 2 y 4). Hacia el noroeste, por la parte meridional del Chaco, esta región arbustiva y relativamente húmeda pasa a una de selva baja de matorrales entremezclada con sabanas con palmeras y numerosos lagos salados estacionales (Bioma 3). Más al norte, hacia el noroeste se pasa a una de selva semidecídua más alta, que se caracteriza por

una flora diversa que tiene afinidades con la selva seca Chiquitana de Bolivia y con las selvas del este de Paraguay y del cerrado brasileño (Biomás 5 y 6). En el centro sur del Chaco, se encuentran amplias extensiones de suelos arcillosos finos cubiertos por bosque espinoso denso con árboles emergentes tales como quebracho (*Aspidosperma*), palo santo (*Bulnesia sarmientoii*) y palo borracho (*Chorisia insignis*). Este bosque está intercalado con bosques abiertos y sabanas. Los suelos cercanos a los cauces de los ríos suelen ser arenosos y contener árboles característicos como *Tabebuia*. Los bosques y selvas del Chaco central se están convirtiendo rápidamente en granjas y zonas de ganado. Hacia el noroeste se encuentran extensiones amplias de selva baja con matorrales (donde los árboles emergentes alcanzan los 8 m de altura) que contienen plantas de hábitats xéricos tales como cactáceas, bromelias, acacias y quebrachos rojos (*Schinopsis*; Biomás 7, 9 y 10). En el extremo norte se encuentran dos cordilleras de cerros rocosos (Cerro León y Cerro Coronel Felipe Cabrera). En el extremo noroeste cerca de la frontera de Bolivia se encuentran pastizales amplios y dunas de arena.

La fauna de mamíferos de Paraguay se puede clasificar en dos grupos biogeográficos claramente distintos, el de la Región Oriental y el del Chaco (cuadro 1; Myers, 1982). Esta transición es abrupta en el centro y el sur del Chaco. Las especies del este de Paraguay (especialmente murciélagos y roedores) están más cercanamente emparentadas con las faunas tropicales y subtropicales del este de Brasil y de la Amazonía, mientras que las especies del Chaco tienen sus parientes más cercanos entre los de las regiones templadas de los Andes y Argentina. La diferencia puede estar relacionada con la mayor diversidad topográfica y edáfica de la Región Oriental, la cual resulta en una mayor diversidad florística y una mayor disponibilidad de algunos recursos a lo largo del año (Myers, 1982).

Información reciente sobre la distribución de los mamíferos (Gamarra de Fox y Martin, 1996) sugiere que el contraste entre Paraguay oriental y occidental es menor en la parte más boreal del Chaco, entre Cerro León y Bahía Negra. Muchas especies vegetales de esta región tienen sus parientes más cercanos entre las especies del cerrado y de las selvas secas tropicales del norte y este del país. Entre los mamíferos, un perezoso (*Bradypus variegatus*), un mono (*Callithrix argentata*), varios roedores (*Proechimys longicaudatus*, *Dasyprocta azarae* y *Oecomys mamorae*), un marsupial (*Chironectes minimus*) y un zorrillo (*Conepatus*) ejemplifican el mismo patrón.

Myers y Wetzel (1983) estudiaron las especies de murciélago del Chaco y las compararon con las especies del este de Paraguay y de otras regiones de Sudamérica. Encontraron que los murciélagos del Chaco tienen muy poco endemismo y se derivan de un conjunto de especies ampliamente distribuidas en Sudamérica.

CONSERVACIÓN

Las clasificaciones de especies para conservación como las de Ceballos y Navarro (1991) requieren un conocimiento considerable de las especies, su distribución geográfica y ecológica y el estado de sus poblaciones. Sin embargo, el conocimiento que se tiene de muchos mamíferos paraguayos no es suficiente para permitir el empleo de este tipo de clasificaciones. Por lo tanto, se ha intentado describir el estado de conservación de los mamíferos de Paraguay empleando un marco de referencia más sencillo con las siguientes categorías: “extintas o claramente amenazadas o en peligro”; “posiblemente amenazadas o en peligro debido a lo restringido de su hábitat” y “posiblemente amenazadas o en peligro pero se carece de la información necesaria”. Las especies de la tercera categoría se resumen en el Apéndice 2. Las especies que consideramos que pertenecen a las primeras categorías se discuten individualmente, más abajo. Para todas las especies en que se aplican, mencionamos las categorías de la UICN (Baillie y Groombridge, 1996) así como el número del apéndice de CITES en el que se encuentran. También mencionamos en qué parte de Paraguay se encuentra o es probable que se encuentre la especie, y señalamos cuáles son las especies cuyas poblaciones en Paraguay consideramos que se deberían tratar como en peligro de extinción o amenazadas.

Especies probablemente extintas, amenazadas o en peligro de extinción

Priodontes maximus. Se caza para consumo y deporte. Es especialmente vulnerable debido a sus madrigueras conspicuas. Existen registros recientes en el norte del Chaco (P. Myers e I. Gamarra de Fox, obs. pers.); también se encuentra en el noreste de la Región Oriental (Acevedo *et al.*, 1990). Originalmente se distribuía en todo Paraguay. La UICN lo considera “Vulnerable” y el CITES en el Apéndice I. Probablemente debe considerarse en peligro de extinción en Paraguay.

Myrmecophaga tridactyla: Los hormigueros gigantes son animales grandes y relativamente lentos, que no son particularmente asustadizos. Existen registros recientes en el norte y centro del Chaco (P. Myers, obs. pers.), y también se encuentra aún en la Región Oriental (Gamarra de Fox y Martín, 1996). La UICN lo considera "Vulnerable" y está en el Apéndice II del CITES. Probablemente debe considerarse amenazado en Paraguay.

Chrysocyon brachyurus: El lobo de crín es un carnívoro de gran tamaño que es perseguido por rancheros y comerciantes de pieles. Existen registros recientes en los pantanos y sabanas con palmeras del este y centro del Chaco y la Región Oriental (Gamarra de Fox y Martín, 1996). La UICN lo considera "Vulnerable" y está en el Apéndice II de CITES. En peligro de extinción en Paraguay.

Speothos venaticus: Es un cánido extremadamente raro, conocido sólo por pocos registros de bosques del este de Paraguay (Acevedo *et al.*, 1990; Gamarra de Fox y Martín, 1996), incluyendo un registro reciente (1994) de la Reserva Mbaracayú. Existe un programa de reproducción en cautiverio (Itaipú Binacional). La UICN lo considera "Vulnerable"; está en el Apéndice I de CITES. En peligro de extinción en Paraguay.

Lontra longicaudis: La nutria de río todavía se encuentra en los Ríos Paraguay y Paraná y quizás en algunos de sus tributarios. Se caza para apropiarse de su piel, por lo que CITES la incluye en el Apéndice I. La especie está amenazada o en peligro de extinción en Paraguay.

Pteronura brasiliensis: La nutria gigante es conocida en Paraguay gracias a colectas antiguas en los Ríos Paraguay y Paraná. No existen registros recientes y es considerada en peligro crítico (Acevedo *et al.*, 1990). La UICN la considera "Vulnerable", y está incluida en el Apéndice I del CITES. Es muy probable que esté extinta en Paraguay.

Leopardus pardalis: El ocelote es una especie muy buscada por su piel. Todavía se encuentran poblaciones en las partes selváticas de la Región Oriental y el Chaco. La UICN lo considera "Vulnerable" y CITES en el Apéndice I. Considerado "en peligro crítico" por Acevedo *et al.* (1990). En Paraguay está amenazado o quizás en peligro de extinción.

Leopardus tigrinus: Este tigrillo está en peligro en Paraguay, donde es cazado por su piel. Quizás todavía se encuentre en las partes selváticas de la Región Oriental pero hay pocos registros recientes. La UICN lo considera “Vulnerable” y está en el Apéndice I del CITES. Considerado en peligro crítico por Acevedo *et al.* (1990).

Leopardus wiedii: El tigrillo es cazado por su piel. Posiblemente fue común en todo el país, pero ahora probablemente está restringido a las regiones menos perturbadas de selvas en el Chaco y la Región Oriental. La UICN lo considera “Vulnerable” y está en el Apéndice I del CITES. Considerado en peligro crítico por Acevedo *et al.* (1990).

Panthera onca: El jaguar es una especie muy cazada por su piel, por los rancheros y como deporte. Alguna vez fue abundante, pero ahora la población es muy reducida y está restringida a las partes menos perturbadas de Paraguay. La UICN lo considera “Vulnerable” y está en el Apéndice I del CITES. Considerado en peligro crítico por Acevedo *et al.* (1990).

Blastoceros dichotomus: Este venado es cazado por su carne y como deporte. Fue abundante en Paraguay, pero ahora es extremadamente raro y probablemente restringido a los pantanos a lo largo de los ríos Paraguay, Paraná, Pilcomayo y Lago Ypoa. La UICN lo considera “Vulnerable”, y está en el Apéndice I del CITES. Está en peligro de extinción en Paraguay.

Oxotocerus bezoarticus: Este cérvido es cazado por su carne y como deporte. Fue abundante en el Chaco y en áreas abiertas de la Región Oriental en el pasado; ahora es extremadamente raro en Paraguay. Hay un registro reciente en el Departamento de Concepción (Gamarra de Fox y Martin, 1996). Se encuentra en el Apéndice I del CITES. Está en peligro de extinción en Paraguay.

Catagonus wagneri: Manadas de esta especie eran observadas comúnmente por biólogos que trabajaban en el centro y norte del Chaco hace apenas 15 años. La cacería para consumo y deporte facilitada por un mayor acceso al hábitat debido a la construcción de carreteras, y a la incidencia de enfermedades, han reducido sus poblaciones (Taber, 1991). Existen planes para la conservación *in situ* que involucran la creación de nuevas áreas protegidas en su hábitat. También existe un programa de reproducción en cautiverio. La UICN lo

considera “en peligro”, y está en el Apéndice I del CITES. Debe considerarse en peligro de extinción en Paraguay.

Lama guanicoe: De esta especie, que alguna vez estaba ampliamente distribuida en los prácticamente ya desaparecidos pastizales del Chaco argentino, sobrevive una población pequeña en las dunas a lo largo de la frontera con Bolivia. Se encuentra en el Apéndice II del CITES. En peligro crítico en Paraguay.

Monodelphis sorex: Conocida sólo de una localidad de selva húmeda a lo largo del Río Paraná en el sureste de Paraguay.

Peropteryx macrotis: Se ha informado de grandes concentraciones de esta especie en algunas cuevas que se encuentran cerca de la confluencia de los Ríos Apa y Paraguay. La perturbación de estas cuevas probablemente provocaría su desaparición de Paraguay.

Kannabateomys amblyonyx: Se cree que requiere de manchones extensos de bambú gigante, un hábitat que todavía se puede encontrar en algunas partes de las orillas del Río Paraná y en otros sitios del este de Paraguay. Los únicos registros de Paraguay son de alrededor de Sapucay.

Amenazas

Sin duda, la amenaza más severa para los mamíferos de Paraguay es la deforestación masiva, particularmente al este del Río Paraguay. Para 1993 se habían talado 64,020 km² de los 88,000 km² de selva alta que existían en 1945, y el resto se seguía talando a una tasa de 1,400 km² al año (Acevedo *et al.*, 1993). La mayor parte de la selva que queda ya ha sufrido la tala selectiva de sus especies más valiosas, y en el este de Paraguay ya es difícil encontrar rodales de selva primaria en condiciones naturales (R. Simeone, com. pers.). El impacto que esto tendrá a largo plazo sobre los mamíferos puede ser catastrófico, sobre todo las especies con requerimientos de hábitat muy específicos.

Más allá de la destrucción del hábitat, muchas especies como venados, pecaríes, tapires, primates y roedores han sido y siguen siendo recursos críticos para los campesinos y cazadores de subsistencia en todo el país, pero el único estudio sistemático al respecto que se tiene hasta la fecha es sobre los indios Ache de Paraguay oriental (Hill y Hawkes, 1993). El manejo de fauna silvestre

en el país apenas comienza, aunque ya se tiene un programa de caza sostenible por parte de los Ache.

También la cacería comercial y como deporte ha sido intensiva, pero existe poca información cuantitativa al respecto. Durante la década de 1960 y parte de los años 70, en los que una piel de jaguar equivalía a 6 meses de salario de un jornalero, la cacería de gatos manchados con fines comerciales era extremadamente intensa y había miles de cazadores tan sólo en el Chaco. Desde entonces, aparentemente no se han recuperado las poblaciones de especies como *L. pardalis* y *L. wiedii* (A. Taber, obs. pers.), aunque el jaguar ha vuelto a estar ampliamente distribuido en el Chaco. Esta cacería intensiva disminuyó a mediados de los años 70, debido a la puesta en vigor de una veda nacional, a que hubo cambios en la moda y posiblemente a la disminución de las poblaciones de estos animales (Swank y Teer, 1989). En los años 80, la cacería comercial de pecaríes también era intensa, calculándose que se exportaban unas 96,000 pieles al año. Este comercio disminuyó en 1990 cuando Argentina, que había sido el principal intermediario, dejó de exportar pieles de pecarí (véase Bodmer *et al.*, 1993). El comercio con las pieles de otros mamíferos, tales como zorros y nutrias, también ha sido intenso pero existen pocos datos al respecto (Mares y Ojeda, 1984).

El Sistema de Áreas Protegidas

La primera área protegida de Paraguay, la Reserva de Manejo de Recursos Naturales Tinfunque, se creó en 1966 y en los 20 años siguientes se establecieron ocho áreas protegidas más. Desde 1990 se han decretado nueve áreas protegidas, incluyendo parques nacionales, monumentos nacionales, reservas de manejo de recursos y reservas de vida silvestre. Adicionalmente, existen varias reservas pequeñas administradas por la Autoridad Binacional Presa de Itaipú, y la Reserva Mbaracayú administrada por la Fundación Moisés Bertoni. Sin embargo, el área de estas y varias reservas privadas cubre sólo el 4.4% del territorio nacional (el 2.3% de la Región Oriental y el 4.5% del Chaco), y sólo cubren cuatro de los doce biomas del Chaco (Acevedo *et al.*, 1993).

En 1993 comenzó un plan ambicioso para llenar los vacíos en el sistema de áreas protegidas al completarse el "Plan Estratégico del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas" (SINASIP; véase Acevedo *et al.*, 1993). Este plan propone que se establezcan seis áreas protegidas nuevas en la Región Oriental y diez en el Chaco. Esto se complementaría mediante un sistema de reservas

privadas. Se tendría que comprar un total de 22,305 km² para crear este sistema de áreas. Si se implementara en su totalidad, este sistema tendrá 33 unidades de conservación las cuales cubrirían 39,100 km² del país (9.6%). Este plan lo está implementando la Dirección de Parques Nacionales y Vida Silvestre del Ministerio de Agricultura y Ganadería con la colaboración de la Fundación Moisés Bertoni para la Conservación de la Naturaleza.

Sin embargo, para conservar la fauna de mamíferos del país serán necesarias otras medidas además de estas mejoras en el sistema de áreas protegidas. Muchas de las áreas no serán lo suficientemente grandes para preservar poblaciones viables de todas las especies. También se requerirá de la puesta en marcha de un manejo eficiente de fauna silvestre en todo el país, tanto para asegurar la sobrevivencia de las especies como para demostrar que los mamíferos pueden contribuir a la economía nacional, mediante usos constructivos y no destructivos como el ecoturismo.

COMENTARIO FINAL

La fauna de mamíferos de Paraguay es única, interesante e importante para los mastozoólogos. En parte, su relevancia radica en que Paraguay es la fuente de los ejemplares en los que se basa la nomenclatura de muchas especies sudamericanas, lo cual la hace sumamente importante para los investigadores en sistemática que tratan de estudiar la taxonomía y filogenia de mamíferos sudamericanos. Estos estudios, a su vez, sirven de base para investigaciones sobre ecología, comportamiento y evolución.

Los mamíferos de Paraguay también ofrecen oportunidades interesantes a aquellos que investigan sobre biogeografía. En general la fauna aparenta ser transicional entre las faunas amazónicas tropicales y las faunas templadas de Argentina y Chile. Adicionalmente, lo que se sabe sobre la distribución de especies en Paraguay sugiere una notable subdivisión entre las faunas del Chaco y de la Región Oriental. Todavía falta explorar qué tan general es este patrón, su causa y sus implicaciones ecológicas y demográficas.

Aunque Paraguay tiene pocas especies de mamíferos endémicos, alberga poblaciones de un gran número de especies amenazadas y en peligro de extinción. En las últimas dos décadas, se ha acelerado la investigación sobre la abundancia, distribución e historia natural de estas y otras especies nativas, y ha habido un avance considerable en la creación de áreas protegidas para la conservación de la fauna nativa. Estos esfuerzos se basan en parte en el Plan

Estratégico del Sistema Nacional de Areas Silvestres Protegidas (Acevedo *et al.*, 1990, 1993). Por primera vez, los esfuerzos de conservación de fauna paraguaya cuentan con un fuerte apoyo legislativo en la Legislación de Areas Silvestres Protegidas, Evaluación de Impacto Ambiental y de Vida Silvestre (Ministerio de Agricultura y Ganadería, 1994). Sin embargo, todavía falta mucho por aprender, tanto para facilitar que los investigadores aprovechen las oportunidades únicas brindadas por estas especies como para diseñar estrategias de conservación inteligentes y efectivas. Algunas partes del país, sobre todo en el norte y oeste del Chaco y en el norte de la Región Oriental, probablemente albergan especies adicionales que todavía no han sido registradas en el país y quizás hasta nuevas especies endémicas. Se necesita urgentemente realizar estudios exhaustivos en estas áreas, sobre todo debido al uso cada vez más intenso que les da el hombre.

ABSTRACT

In this paper, we present a brief summary of the long history of the study of mammals in Paraguay. We begin with the writings of Jesuit missionaries, who were active in Paraguay from 1550 until 1770. We focus on the contributions of the Spanish cartographer Don Felix de Azara, who lived in Paraguay during the late 1700's. His writings include the first accounts of many common and widespread species of South American mammals. A number of European systematists later published formal descriptions of those species based entirely on Azara's writings. We attempt to summarize the confusing history of these names. We briefly record the subsequent history of mammalogy in Paraguay through the 19th and 20th centuries, ending with the establishment of a National Museum of Natural History and cooperative agreements between the Forestry Service (Ministry of Agriculture) and several international organizations to promote the study and conservation of mammals in Paraguay.

Perhaps because of its long history and its central location in South America, Paraguay is the site of the type localities of a large number of mammal species. We summarize these names, providing the original name, type locality, and probable current identity.

Paraguay is located in the center of South America, straddling the Tropic of Capricorn. Its climate and geography are described. A synopsis of ecoregions is also provided. We describe the marked differences between habitats of Paraguay east of the Rio Paraguay (Region Oriental), and those west of the river (Chaco). These differences in habitats are reflected by the mammal fauna, which tends to fall into strikingly different Chacoan and Eastern assemblages. Most eastern species appear to be derived from the tropical faunas of Amazonia and eastern Brazil, while chacoan species have temperate

andean and southern affinities. These differences are somewhat blurred, however, in the northern part of Paraguay.

We also present a numerical summary of Paraguayan mammals. Approximately 130 species are known from the Region Oriental, while 116 are present in the Chaco. Of the eastern species, 40 are found in Paraguay only east of the Paraguay River in Paraguay, while of the chacoan species, 26 are restricted to chacoan habitats. Striking patterns in the distributions of bats, xenarthrans, and marsupials are described. Despite the surprisingly strong subdivision of the Paraguayan mammal fauna, only 2 species of mammals (both rodents) are known to be endemic to the country. This is probably due to the lack of significant biological barriers coinciding with Paraguay's political boundaries, and the small degree of topographic diversity across the country. Chacoan and eastern mammals also differ in the distributions of their body sizes and in the relative abundance of members of different trophic guilds.

Finally, we summarize the information available on the conservation status of mammals in Paraguay. We consider 17 species to be extinct, threatened, or endangered, and we list an additional 40 species for which almost no information is available. Current threats include massive deforestation, subsistence and sport hunting, and trapping for skins. A series of protected areas has been created. These cover about 4.4% of the land area of Paraguay. Plans for new reserves are also summarized; these will increase the area covered to 9.6% of the country. This effort is being coordinated by the Dirección de Parques Nacionales y Vida Silvestre del Ministerio de Agricultura y Ganadería with the collaboration of the Fundación Moises Bertoni para la Conservación de la Naturaleza. Conservation efforts and planning have been bolstered by recent strong legislative support. Much basic research, however, remains to be done on the distribution, systematics, natural history, and conservation biology of Paraguayan mammals.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la ayuda de H. Gómez de Silva con la traducción del texto, y el apoyo y aliento de G. Ceballos y J. Simonetti en todos los estados de la preparación del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Acevedo, C., C. Benítez, D. Caceres, O. Cuevas, O. Ferreiro, C. Fox, A. Moore, R. Morales, J. Pinazo, N. Rivarola, C. Rodas, W. Sosa, A. Servin y V. Vera. 1993. *Plan Estratégico del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas*. Dirección de

- Parques Nacionales y Vida Silvestre y la Fundación Moises Bertoní para la Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Agricultura y Ganadería, Asunción.
- Acevedo, C., J. Fox, R. Gauto, T. Granizo, S. Keel, J. Pinazzo, L. Spinzi, W. Sosa y V. Vera. 1990. *Áreas Prioritarias para la Conservación en la Región Oriental del Paraguay*. Dirección de Parques Nacionales y Vida Silvestre, Centro de Datos para la Conservación, Asunción.
- Adamoli, J., R. Neumann, A.D. Ratier de Colina y J. Morello. 1972. Chaco aluvional salteño. *Revista de Investigaciones Agropecuarias, Serie 3, Clima Suelo*, 9:165-237.
- Allen, J.A. 1902. Mammal names proposed by Oken in his "Lehrbuch der Zoologie". *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 16:373-379.
- Allen, J.A. 1916. Mammals collected on the Roosevelt Brazilian expedition, with field notes by Leo E. Miller. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 35:559-588.
- Azara, F., de. 1801. *Essais sur l'histoire Naturelle des Quadrupèdes de la Province du Paraguay*. Traduits sur le manuscrit inédit de l'auteur, Pra. M.L.E. Moreau-Saint-Mery. Charles Pougens, Paris.
- Azara, F., de. 1802. *Apuntamientos para la historia natural de los cuadrúpedos del Paraguay y Río de la Plata*. Imprenta de la viuda de Ibarra, Madrid.
- Baillie, J. y B. Groombridge. 1996. *1996 UICN Red list of Threatened Animals*. UICN Gland, Suiza.
- Bandouk, A.C., Reis, S.F. Dos y B. Bordin. 1996. Cranial differentiation and evolution in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology (London)*, 239: 65-71.
- Baud, F.J. 1981. Expedition de Museum de Geneve au Paraguay: Chiropteres. *Revue Suisse de Zoologie*, 88:567-581.
- Baud, F.J. 1989. Presence de *Macrophyllum macrophyllum* Schinz (Chiroptera, Phyllostominae) au Paraguay. *Mammalia*, 53:308-309.
- Baud, F.J. y H. Menu. 1993. Paraguayan bats of the genus *Myotis*, with a redefinition of *M. simus* (Thomas, 1901). *Revue Suisse de Zoologie*, 100:595-607.
- Benirschke, K., A.T. Kumamoto y D.A. Merritt. 1985. Chromosomes of the Chacoan peccary, *Catagonus wagneri* (Rusconi). *Journal of Heredity*, 76:95-98.
- Berrie, P.M. 1978. Home range of a young female Geoffroy's cat in Paraguay. *Carnivore*, 1:132-133.
- Bodmer, R.E., L.K. Sowls y A.B. Taber. 1993. Economic importance and human utilization of peccaries. Pp. 29-36, en: *Pigs, Peccaries, and Hippos, Status Survey and Conservation Action Plan* (W.L.R. Oliver, ed.). UICN, Gland, Suiza.
- Brooks, D.N. 1992a. Reproductive behaviour and development of the young of the Chacoan peccary (*Catagonus wagneri* Rusconi) in the Paraguayan Chaco. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57:316-317.

- Brooks, D.N. 1992b. Notes on group size, density, and habitat association of the pampas fox (*Dusicyon gymnocercus*) in the Paraguayan Chaco. *Mammalia*, 56:314-316.
- Byrd, M.L., K.B. Benirschke y G.C. Gould. 1987. Establishment of the first captive group of the Chaco peccary, *Catagonus wagneri*. *Zoologischer Garten*, 58:265-274.
- Cabrera, A. 1958-1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Ciencias Zoológicas*, 4:1-732.
- Callahan, P. y M.W. Dulaney. 1997. Husbandry and breeding of the Pampas cat *Oncifelis colocolo* at Cincinnati Zoo and Botanical Garden. *International Zoo Yearbook*, 35:100-103.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp: 167-198, en: *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity and Conservation*. (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Corti, M., M. S. Merani y G. de Villafane. 1987. Multivariate morphometrics of vesper mice (*Calomys*): preliminary assessment of species, population, and strain divergence. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 52:236-242.
- Desmarest, A.G. 1819. *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle*. Paris.
- Dobrizhoffer, M. 1822. *An account of the Abipones, an equestrian people of Paraguay*. Volume 1. From the Latin of Martin Dobrizhoffer. J. Murray, Londres.
- Durette-Desset, M.C. y C. Vaucher. 1999. *Molostrongylus mbopi* n. sp. (Nematoda: Trichostrongylina, Molineoidea) parasite of three *Molossops* species (Chiroptera, Molossidae) from Paraguay. *Revue Suisse de Zoologie*, 106:407-418.
- Eckle, E.B. 1959. Geology and mineral resources of Paraguay a reconnaissance. *Geological Survey Professional Papers*, 327:1-110.
- Emmons, L.H. y F. Feer. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Farina Sánchez, T. 1973. The climate of Paraguay. Pp. 33-38, en: *Paraguay: ecological essays* (J.R. Gorham, ed.). Academy of the Arts and Sciences of the Americas, Miami, Florida.
- Fischer, G. 1814. *Zoognosia tabulis synopticis illustrata*. Nicolai Sergeidis Vsevolozsky, Moscú.
- Fujita, O., N. Abe, Y. Oku, L. Sanabria, A. Inchausti y M. Kamiya. 1995. Nematodes of armadillos in Paraguay: A description of a new species *Aspidodera esperanzae* (Nematoda: Aspidoderidae). *Journal of Parasitology*, 81:936-941.
- Gamarra de Fox, I. y A.J. Martin. 1996. Mastozoología. Pp. 469-573, en: *Colecciones de Flora y Fauna del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay* (O.M. Romero, ed.). Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, San Lorenzo, Paraguay.
- García-Perea, R. 1994. The Pampas cat group (genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora: Felidae), a systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates*, 3096:1-35.

- Giménez, M. D., J. R. Contreras y C. J. Bidau. 1997. Chromosomal variation in *Ctenomys pilarensis*, a recently described species from eastern Paraguay (Rodentia, Ctenomyidae). *Mammalia*, 61:385-398.
- Gorham, J.R. 1973. The Paraguayan Chaco and its rainfall. Pp. 39-60, en: *Paraguay: ecological essays* (J.R. Gorham, ed.). Academy of the Arts and Sciences of the Americas, Miami, Florida.
- Handen, C.E., J. Unger y C. Meritt. 1994. Current status of the Tagua (*Catagonus wagneri*) in Paraguay. *Zoologische Garten*, 64:329-337.
- Hayes, F.E. 1995. Status, distribution and biogeography of the birds of the Chaco. *American Birding Association, Monographs in Field Ornithology*, 1:1-230.
- Hershkovitz, P. 1959. Nomenclature and taxonomy of the Neotropical mammals described by Olfers, 1818. *Journal of Mammalogy*, 40:337-353.
- Hershkovitz, P. 1987. A history of the recent mammalogy of the Neotropical Region from 1492 to 1850. Pp. 11-98, en: *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (B.D. Patterson y R.M. Timm, eds.). Fieldiana Zoology, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois.
- Hill, K. y K. Hawkes. 1993. Neotropical hunting among the Ache of eastern Paraguay. Pp. 139-188, en: *Adaptive responses of native amazonians* (R.B. Hames y W.T. Vickers, eds). Academic Press, Nueva York.
- Hill, K., J. Padwe, C. Bejyvagi, A. Bepurangi, F. Jakugi, R. Tykuarangi y T. Tykuarangi. 1997. Impact of hunting on large vertebrates in the Mbaracayu Reserve, Paraguay. *Conservation Biology*, 11:1339-1353.
- Illiger, K. 1815. Ueberblick der Säugthiere nach ihrer Verteilung über die Welttheile. *Abhandlungen der Königlich Akademie der Wissenschaft zu Berlin*, 1804-1811:39-159.
- Kerr, J.G. 1950. *A Naturalist in the Gran Chaco*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusets.
- Krieg, H. 1929. Biologische Reisestudien in Südamerika. XV. Zur Ökologie der Grossen Nager des Gran Chaco und Seiner Grenzgebiete. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 15:755-785.
- Krumbiegel, I. 1940a. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 1. Gürteltiere. *Zoologischer Anzeiger*, 131:49-73.
- Krumbiegel, I. 1940b. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 2. Ameisenbarren. *Zoologischer Anzeiger*, 131:161-188.
- Krumbiegel, I. 1940c. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 4. Mähnenwölfe. *Zoologischer Anzeiger*, 132:11-23.
- Krumbiegel, I. 1940d. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 6. Wasserschweine and Viscaciidae. *Zoologischer Anzeiger*, 132:97-115.
- Krumbiegel, I. 1940e. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 7. Pakas. *Zoologischer Anzeiger*, 132:223-237.

- Krumbiegel, I. 1941a. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 8. Agutis. *Zoologischer Anzeiger*, 133:97-113.
- Krumbiegel, I. 1941b. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 10. Opossums. *Didelphys*. *Zoologischer Anzeiger*, 134:29-53.
- Krumbiegel, I. 1941c. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 11. Mittelfgrosse Didelphyiden (*Lutreolina* u. *Metachirus*). *Zoologischer Anzeiger*, 134:189-211.
- Krumbiegel, I. 1941d. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 12. Kleine Didelphyiden. *Zoologischer Anzeiger*, 135:1-12.
- Krumbiegel, I. 1941e. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 13. Kammratten (*Ctenomys*). *Zoologischer Anzeiger*, 135:125-133.
- Krumbiegel, I. 1942a. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 15. Baumstachler und Tapetis. *Zoologischer Anzeiger*, 137:18-29.
- Krumbiegel, I. 1942b. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 16. Sumpf- und Pampashirsche. *Zoologischer Anzeiger*, 138:49-70.
- Krumbiegel, I. 1942c. Die Säugetiere der Südamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 17. Hyrare und Grisons (*Tayra* und *Grison*). *Zoologischer Anzeiger*, 139:81-108.
- Langguth, A. 1966. Application to place on the appropriate official list the names given by G. Fischer 1814 to the cricetid rodents described by Felix de Azara in the French translation of "Essais sur l'histoire naturelle des quadrupedes de Paraguay," 1801. Z.N.(S) 1774. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 23:285-288.
- López-González, C., S. J. Presley, R. D. Owen y M. R. Willig. 2001. Taxonomic status of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 82:138-160.
- Mares, M. A. y R. A. Ojeda. 1984. Faunal commercialization and conservation in South America. *Bioscience*, 34:580-584.
- Mayer, J. J. y P. N. Brandt. 1982. Identity, distribution and natural history of the peccaries, Tayassuidae. Pp. 433-456, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburg, Pennsylvania.
- Miller, G. S., Jr. 1913. Revision of the bats of the genus *Glossophaga*. *Proceedings of the United States National Museum*, 46:413-429.
- Ministerio de Agricultura y Ganadería. 1994. *Legislación para la conservación y protección de los recursos naturales del Paraguay*. Ministerio de Agricultura, Asunción.
- 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.

- Myers, P. 1977a. A new phyllotine rodent (genus *Graomys*) from Paraguay. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 676:1-7.
- Myers, P. 1977b. Patterns of reproduction of four species of vespertilionid bats in Paraguay. *University of California Publications in Zoology*, 107:1-41.
- Myers, P. 1981. Observations on *Pygoderma bilabiatum* (Wagner). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 46:146-151.
- Myers, P. 1982. Origins and affinities of the mammal fauna of Paraguay. Pp. 85-93, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Myers, P. 1989. A preliminary revision of the varius group of *Akodon*. Pp. 5-54, en: *Advances in Neotropical Mammalogy* (K.H. Redford y J.F. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Myers, P. y M. D. Carleton. 1981. The species of *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) in Paraguay and the identity of Azara's "Rat sixième ou rat à tarse noir." *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 161:1-41.
- Myers, P. y R. M. Wetzel. 1979. New records of mammals from Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 60:638-641.
- Myers, P. y R. M. Wetzel. 1983. Systematics and zoogeography of the bats of the Chaco Boreal. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 165:1-59.
- Myers, P., R. White y J. Stallings. 1983. Additional records of bats from Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 64:143-145.
- Nachman, M.W. 1992a. Geographic patterns of chromosomal variation in South American marsh rats, *Holochilus brasiliensis* and *H. vulpinus*. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 61:10-16.
- Nachman, M.W. 1992b. Meiotic studies of Robertsonian polymorphisms in the South American marsh rat, *Holochilus brasiliensis*. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 61:17-24.
- Nachman, M.W. y P. Myers. 1989. Exceptional chromosomal mutations in a rodent population are not strongly underdominant. *Proceedings of the National Academy of Sciences, E.U.A.*, 86:6666-6670.
- Olfers, I. Von. 1815. Bemerkungen zu Illiger's Ueberblick der Säugthiere nach ihrer Vertheilung über die Welttheile, rücksichtlich der Südamerikanischen Arten (Species). (Abhandlung X of Wilhelm Ludwig Eschwege's Journal von Brasilien, vol. 15, heft 2, Pp. 192-237, en: *Neue bibliothek des wichtigsten Reisenbeschreibungen zur Erweiterung der Erd- and Volkerkunde...*) (F. T. Bertuch, ed). Weimar, Alemania.
- Palma, R. 1995. The karyotypes of two South American mouse opossums of the genus *Thylamys* (Marsupialia: Didelphidae), from the Andes, and eastern Paraguay. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 108:1-5.
- Podtiaguin, B. 1944. Contribuciones al conocimiento de los murciélagos del Paraguay. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay*, 6:25-62.

- Redford, K. y J.F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics. The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. Volume 2. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- 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.
- Rengger, J. R. 1830. *Naturgeschichte de Säugethiere von Paraguay*. Schweighausersche Buchhandlung, Basel, Suiza.
- Roguin, L., de. 1986. Les mammifères du Paraguay dans les collections du Muséum de Genève. *Revue Suisse Zoologie*, 93:1009-1022.
- Romero, O. (ed.). 1996. *Colecciones de flora y fauna del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*. Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, San Lorenzo, Paraguay.
- Sabrosky, C. W. 1967. Comment on the application to place Fischer's names for D'Azara's rodents on the official list. Z.N.(S.) 1774. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 24:141.
- Sainz Ollero, H., H. Sainz Ollero, F. Suárez Cardona y M. Vázquez de Castro Ontanon. 1989. *José Sánchez Labrador y los naturalistas Jesuitas del Río de La Plata*. Ministerio de Obras Públicas y Urbanismo, Madrid.
- Sheeler-Gordon, L.L. y J.S. Smith. 2001. Survey of bat populations from Mexico and Paraguay for rabies. *Journal of Wildlife Diseases*, 37:582-593.
- Short, L.L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 154:165-352.
- Stallings, J.R. 1984. Notes on feeding habits of *Mazama gouazoubira* in the Chaco Boreal of Paraguay. *Biotropica*, 16:155-157.
- Stallings, J.R. 1985. Distribution and status of Primates in Paraguay. *Primate Conservation*, 6:51-58.
- Stallings, J.R. 1986. Notes on the reproductive biology of the grey brocket deer (*Mazama gouazoubira*) in Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 67:172-175.
- Stallings, J.R. y R.A. Mittermeier. 1983. The black-tailed marmoset (*Callithrix argentata melanura*) recorded from Paraguay. *American Journal of Primatology*, 4:150-163.
- Stallings, J.R., L. West, W. Hahn y I. Gamarra. 1989. Primates and their relation to habitat in the Paraguayan Chaco. Pp. 425-442, en: *Advances in Neotropical Mammalogy* (K.H. Redford y J.F. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Stevens, R.D. 2001. Twinning in the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) from eastern Paraguay. *Mammalian Biology*, 66:178-180.
- Swank, W.G. y J.G. Teer. 1989. Status of the jaguar 1987. *Oryx*, 23:14-21.
- Taber, A. B. 1990. *El Tagua, un plan de acción para su conservación en el Paraguay*. Editora Litocolor, Asunción.
- Taber, A.B. 1991. The status and conservation of the Chacoan peccary in Paraguay. *Oryx*, 25:147-155.
- Taber, A. B., C. P. Doncaster, N. N. Neris y F. H. Colman. 1993. Ranging behavior and population dynamics of the Chacoan peccary, *Catagonus wagneri*. *Journal of Mammalogy*, 74:443-454.

- Taber, A. B., C. P. Doncaster, N. N. Neris y F. H. Colman. 1994. Ranging behaviour and activity patterns of two sympatric peccaries, *Catagonus wagneri* and *Tayassu tajacu*, in the Paraguayan Chaco. *Mammalia*, 58:61-71.
- Taber, A.B., A. J. Novaro, N. Neris y F. H. Colman. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica*, 29:204-213.
- Tate, G. H. H. 1932. The South American cricetidae described by Félix Azara. *American Museum Novitates*, 557:1-5.
- Tate, G. H. H. 1933. A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 66:1-250.
- Thomas, O. 1901a. On Azara's "Chauve-souris onzieme" (*Myotis ruber*, Geoff.) and a new species allied to it. *Annals and Magazine of Natural History, Series 7*, 10:494-495.
- Thomas, O. 1901b. On a collection of bats from Paraguay. *Annals and Magazine of Natural History, Series 7*, 8:435-443.
- Thomas, O. 1903. New forms of *Sciurus*, *Oxymycterus*, *Kannabateomys*, *Proechimys*, *Dasyproctus*, and *Caluromys* from South America. *Annals and Magazine of Natural History, Series 7*, 11:487-493.
- Thomas, O. 1913. New forms of *Akodon* and *Phyllotis*, and a new genus for "*Akodon*" teguina. *Annals and Magazine of Natural History, Series 8*, 11:404-409.
- Thomas, O. 1915. On bats of the genus *Promops*. *The Annals and Magazine of Natural History, Series 8*, 16:61-64.
- Thomas, O. 1924. The geographical races of *Oryzomys ratticeps*. *The Annals and Magazine of Natural History, Series 9*, 14:143-144.
- Wetzel, R. M. 1977a. The Chacoan peccary, *Catagonus wagneri* (Rusconi). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 3:1-36.
- Wetzel, R. M. 1977b. The extinction of peccaries and a new case of survival. *Annals of the Nueva York Academy of Sciences*, 288:538-544.
- Wetzel, R. M. 1980. Revision of the naked-tailed armadillos, genus *Cabassons* McMurtrie. *Annals of Carnegie Museum*, 49:323-357.
- Wetzel, R. M. 1981. The hidden Chacoan peccary. *Carnegie Magazine*, 55:24-32.
- Wetzel, R. M. 1982. Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American edentates. Pp. 345-375, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Wetzel, R. M. 1985. Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. Pp. 23-48, en: *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas* (G.G. Montgomery, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Wetzel, R. M. y J. W. Lovett. 1974. A collection of mammals from the Chaco of Paraguay. *Occasional Papers, University of Connecticut, Biological Science Series*, 2:203-216.
- Wetzel, R. M., R. E. Dubos, R.L. Martin y P. Myers. 1975. *Catagonus*, an "extinct" peccary alive in Paraguay. *Science*, 189:379-381.

- Wilson, D. E. y D. M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Wilson, D.E. e I. Gamarra de Fox. 1989. El murciélago *Macrophyllum macrophyllum* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Paraguay. *Boletín de Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 10:33-35.
- Williams, R. J., R. T. Bryan, J. N. Mills, R. E. Palma, I. Vera, F. De Velasquez, E. Baez, W. E. Schmidt, R. E. Figueroa, C. J. Peters, S. R. Zaki, A. S. Khan y T. G. Ksiazek. 1997. An outbreak of hantavirus pulmonary syndrome in western Paraguay. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 57:274-282.
- Williams, S. L., M. R. Willing y F. A. Reid. 1995. Review of the *Tonatia bidens* complex (Mammalia: Chiroptera), with descriptions of two new subspecies. *Journal of Mammalogy*, 76:612-626.
- Willig, M. R., S. J. Presley, R. D. Owen y C. López-Gonzalez. 2000. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: A subtropical-temperate interface. *Journal of Mammalogy*, 81:386-401.
- Yahnke, C. J., I. G. De Fox y F. Colman. 1998. Mammalian species richness in Paraguay: The effectiveness of national parks in preserving biodiversity. *Biological Conservation*, 84:263-268.
- Yahnke, C. J., J. Unger, B. Lohr, D. A. Meritt, W. Heuschele. 1997. Age specific fecundity, litter size, and sex ratio in the Chacoan peccary (*Catagonus wagneri*). *Zoo Biology*, 1:301-307.

Apéndice 1. Lista parcial de las especies o subespecies con localidades tipo en Paraguay. Los nombres listados bajo “Nombres Actuales” siguen a Wilson y Reeder (1993); sin embargo, hay considerables discrepancias, especialmente con lo que respecta a nombres que se basan en las descripciones publicadas por Felix de Azara (1801, 1802); por ejemplo, Hershkovitz (1959, 1987) y Wilson y Reeder (1993). No intentamos resolver los problemas de nomenclatura asociados con estos nombres. Aún más, no hemos hecho intento de listar cada sinonimia creada con base en los escritos de Azara; los nombres que se proporcionan se restringen a aquellos que se encuentran en la literatura moderna. En muchos casos, un nombre en la columna del lado izquierdo es de uso actual como un epíteto subespecífico. Hemos escogido no reconocer las subespecies por el estado tan abismalmente pobre del conocimiento sobre los patrones de distribución geográfica.

Taxón	Localidad Tipo	Nombre Actual
DIDELPHIDAE		
<i>Didelphis crassicaudata</i> Desmarest	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Lutreolina crassicaudata</i>
<i>Didelphis paraguayensis</i> Allen <i>Didelphis azarae</i> Temminck	Paraguay, restringido a Asunción por Allen (1902).	<i>Didelphis albiventris</i>
<i>Didelphis pusilla</i> Desmarest	Paraguay, restringido a San Ignacio por Tate (1933).	<i>Thylamys pusilla</i>
<i>Didelphis brevicaudis</i> Olfers	Paraguay.	<i>Monodelphis brevicaudata</i>
<i>Didelphis lanatus</i> Olfers	Caazapa.	<i>Caluromys lanatus</i>
<i>Didelphis macrura</i> Olfers (reemplaza a <i>grisea</i> Desmarest; Wilson y Reeder, 1993)	Tapua.	<i>Thylamys macrura</i>
<i>Marmosa agilis chacoensis</i> Tate	Sapucay.	<i>Gracilinanus agilis</i>
<i>Marmosa cinerea paraguayana</i> Tate	Villa Rica.	<i>Miconres demerarae</i>
<i>Marmosa verax</i> Thomas	Misión, O de Concepción, N Chaco.	<i>Thylamys macrura</i>

Apéndice 1. Continuación...

Taxón	Localidad Tipo	Nombre Actual
<i>Metachirus nudicaudatus modestus</i> Thomas	Sapucay.	<i>Metachirus nudicaudatus</i>
<i>Metachirus opossum azaricus</i> Thomas	Sapucay.	<i>Philander opossum</i>
DASYPODIDAE		
<i>Cabassous chacoensis</i> Wetzer	5-7 km O Estancia Juan de Zalazar.	<i>Cabassous chacoensis</i>
<i>Dasybus giganteus</i> Fischer	Paraguay, restringido a Pirayu por Cabrera (1957-1961).	<i>Priodontes maximus</i>
<i>Dasybus tatouay</i> Desmarest	Paraguay, restringido a los 27° lat. S por Cabrera (1957-1961).	<i>Cabassous tatouay</i>
<i>Loricatus flavimanus</i> Desmarest	Paraguay.	<i>Euphractus sexcinctus</i>
<i>Loricatus hybridus</i> Desmarest	Paraguay, restringido a San Ignacio por Cabrera (1957-1961).	<i>Dasybus hybridus</i>
<i>Loricatus niger</i> Desmarest	Paraguay.	<i>Dasybus novemcinctus</i>
NOCTILIONIDAE		
<i>Noctilio albiventris cabrerai</i> Davis	Fuerte Olimpo.	<i>Noctilio albiventris</i>
<i>Noctilio rufescens</i> Olfers	Paraguay.	<i>Noctilio leporinus</i>
PHYLLOSTOMIDAE		
<i>Carollia tricolor</i> Thomas	Sapucay.	<i>Carollia perspicillata</i>
<i>Chrotopterus auritus australis</i> Thomas	Concepción.	<i>Chrotopterus auritus</i>
<i>Glossophaga soricina microtis</i> Miller	Sapucay.	<i>Glossophaga soricina</i>
<i>Glossophaga villosa</i> Rengger	Paraguay.	<i>Glossophaga soricina?</i>

Apéndice 1. Continuación...

Taxón	Localidad Tipo	Nombre Actual
<i>Phyllostoma lilium</i> Geoffroy	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Sturnira lilium</i>
<i>Phyllostoma lineata</i> Geoffroy	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Platyrrhinus lineatus</i>
<i>Phyllostomus lituratus</i> Olfers	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Artibeus lituratus</i>
<i>Phyllostoma rotundum</i> Geoffroy	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Desmodus rotundus</i>
VESPERTILIONIDAE		
<i>Vespertilio albescens</i> Geoffroy	Estancia San Solano, extremo S de Paraguay frente al Estero del Ibera.	<i>Myotis albescens</i>
<i>Vespertilio ruber</i> Geoffroy	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Myotis ruber</i>
<i>Vespertilio villosissimus</i> Geoffroy	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Lasiurus cinereus</i>
MOLOSSIDAE		
<i>Molossus cerastes</i> Thomas	Villa Rica.	<i>Molossops brachymeles?</i>
<i>Molossus castaneus</i> Geoffroy	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Molossus ater</i>
<i>Molossus crassicaudatus</i> Geoffroy	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Molossus molossus</i>

Apéndice 1. Continuación...

Taxón	Localidad Tipo	Nombre Actual
<i>Molossus laticaudatus</i> Geoffroy	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>
<i>Molossus fosteri</i> Thomas	Villa Rica.	<i>Promops nasutus</i>
<i>Promops occultus</i> Thomas	Sapucay.	<i>Promops centralis occultus</i>
CEBIDAE		
<i>Callicebus pallescens</i> Thomas	30 mi N Concepción Chaco.	<i>Callicebus donacophilus</i>
<i>Cebus azarae</i> Rengger	Bancos de la R. Paraguay.	<i>Cebus apella</i>
<i>Cebus apella cay</i> Illiger	Paraguay, restringido a la rama N de R. Pilcomayo	<i>Cebus apella</i>
<i>Cebus apella paraguayanus</i> Fischer	cerca de Asunción por Cabrera (1957-1961).	
<i>Cebus apella chacoensis</i> Pusch	Chaco.	<i>Cebus apella</i>
<i>Cebus apella morrulus</i> Pusch	Sta. Barbara, Paraguay central.	<i>Cebus apella</i>
<i>Simia caraya</i> Humboldt	Paraguay.	<i>Alouatta caraya</i>
CANIDAE		
<i>Canis brachyurus</i> Illiger	Paraguay.	<i>Chrysocyon brachyurus</i>
<i>Procyon gymnocercus</i> Fischer	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Pseudalopex gymnocercus</i>
PROCYONIDAE		
<i>Nasua spadicea</i> Olfers	Paraguay.	<i>Nasua nasua</i>
<i>Procyon nigrripes</i> Mivart	Paraguay y Brasil, restringido a Paraguay por Allen (1916).	<i>Procyon cancrivorus</i>

Apéndice 1. Continuación...

Taxón	Localidad Tipo	Nombre Actual
MUSTELIDAE		
<i>Lutra paranensis</i> Rengger	Paraguay, restringido al río Paraná por Cabrera (1957-1961).	<i>Pteronura brasiliensis</i>
FELIDAE		
<i>Felis chibigonazou</i> Griffith	Paraguay.	<i>Leopardus pardalis</i>
<i>Lynx brasiliensis</i> Oken		
<i>Felis eyra</i> Fischer	Paraguay.	<i>Herpailurus yagouaroundi</i>
<i>Felis onca paraguensis</i> Hollister	Paraguay.	<i>Panthera onca</i>
<i>Oncifelis geoffroyi paraguae</i> Pocock	Paraguay.	<i>Oncifelis geoffroyi</i>
TAYASSUIDAE		
<i>Sus albirostris</i> Illiger	Paraguay.	<i>Tayassu pecari</i>
CERVIDAE		
<i>Cervus dichotomus</i> Illiger	Paraguay, restringido al Lago Ypoa por Cabrera (1957-1961).	<i>Blastocerus dichotomus</i>
<i>Cervus rufus</i> Illiger	Paraguay, restringido a los bosques rodeando el Río Paraná por Cabrera (1957-1961).	<i>Mazama americana</i>
<i>Cervus gouazoubira</i> Fischer	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Mazama gouazoubira</i>
<i>Cervus simplicornis</i> Illiger		
<i>Cervus leucogaster</i> Goldfuss	Paraguay, restringido a Asunción por Cabrera (1957-1961).	<i>Ozotoceros bezoarticus</i>
MURIDAE (SIGMODONTINAE)		
<i>Akodon arviculoides montensis</i> Thomas	Sapucay.	<i>Akodon cursor</i>

Apéndice 1. Continuación...

Taxón	Localidad Tipo	Nombre Actual
<i>Akodon linguarum</i> Thomas	Waikthlatingwaialwa.	<i>Bolomys lasiurus</i>
<i>Akodon toba</i> Thomas	Jesematathla, norte de Chaco.	
<i>Calomys callosus</i> Rengger	Norte de Villa Real, Río Paraguay.	
<i>Graomys pearsoni</i> Myers	410 km NO de Villa Hayes por carretera.	<i>Andalgalomys pearsoni</i>
<i>Holochilus chacarius</i> Thomas	E Chaco, 1 legua NO de Concepción.	
<i>Mus buccinatus</i> Olfers	Achira.	<i>Oryzomys buccinatus</i>
<i>Mus angouya</i> Fischer		
<i>Mus longitarsus</i> Rengger	Margen del Río Paraguay	<i>nomen dubium</i> (see Myers y Carleton, 1981).
<i>Mus capito</i> Olfers	San Ignacio Guazu.	<i>Oryzomys capito</i>
<i>Mus megacephalus</i> Fischer		
<i>Mus laticeps</i> Lund		
<i>Mus cephalotes</i> Desmarest		
<i>Mus nigripes</i> Olfers	Atyra (neotipo designado del Parque Nacional Ybycuí por Myers y Carleton, 1981).	
<i>Mus rufus</i> Fischer	Paraguay? Cabrera (1957-1961) restringió la localidad tipo a cerca de Asunción. Sin embargo, Azara describió esta rata de 32.5° lat. S en Argentina. No se conoce ninguna especie en Paraguay que se adecue a la descripción de Azara, de la “rat roux” (Myers, 1982; Wilson y Reeder, 1993).	<i>Oxymycterus rufus</i>
<i>Nectomys squamipes pollens</i> Hollister	Sapucay.	<i>Nectomys squamipes</i>

Apéndice 1. Continuación...

Taxón	Localidad Tipo	Nombre Actual
<i>Oryzomys chacoensis</i> Myers y Carleton	Boquerón, km 419 sobre la autopista Trans-Chaco, NO Villa Hayes.	<i>Oligoryzomys chacoensis</i>
<i>Oryzomys ratticeps paraganus</i> Thomas	Sapucay.	<i>Oryzomys ratticeps</i>
<i>Oryzomys wavrini</i> Thomas	O de Concepción, Jesematathla.	<i>Pseudoryzomys simplex</i>
<i>Oxymycterus delator</i> Thomas	Sapucay.	
<i>Phyllotis chacoensis</i> Allen	Waikthlatingwaialwa, Chaco Boreal.	<i>Graomys griseoflavus</i>
ERETHIZONTIDAE		
<i>Hystrix insidiosus</i> Olfers	Paraguay, restringido a los bancos del Río Paraná por se conoce como <i>Sphiggurus Cabrera</i> (1957-1961; como <i>Coendou spinosus</i> Cuvier)	<i>Sphiggurus spinosus</i> , también
		<i>paraguayensis</i> Emmons y Feer (1990)
CAVIIDAE		
<i>Dolichotus salinicola ballivianensis</i> Krumbiegel	Fortín Ballivian, Río Pilcomayo.	<i>Pediolagus salinicola?</i>
<i>Hydrochaerus hydrochaeris notialis</i> Hollister	Paraguay.	<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>
DASYPROCTIDAE		
<i>Dasyprocta felicia</i> Thomas	Cerca de Concepción.	<i>Dasyprocta azarae</i>
MYOCASTORIDAE		
<i>Myopotamus bonariensis</i> Geoffroy	Paraguay.	<i>Myocastor coypus bonariensis</i>

Apéndice 1. Continuación...

Taxón	Localidad Tipo	Nombre Actual
CTENOMYIDAE		
<i>Ctenomys conoveri</i> Osgood	Colonia Fernheim.	
<i>Ctenomys dorsalis</i> Thomas	N del Chaco.	
ECHIMYIDAE		
<i>Chomys laticeps whartoni</i>	1 km al N de Aca-poi,	<i>Chomys laticeps</i>
Moojenii	56°7' O, 23°5' S.	
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	Sapucay.	<i>Kannabateomys amblyonyx</i>
<i>pallidior</i> Thomas		
<i>Proechimys longicaudatus</i>	21° lat. S.	
Rengger		
<i>Rattus spinosus</i> Fischer	Atira.	<i>Euryzgomatomys spinosus</i>
<i>Thrichomys fosteri</i> Thomas	Sapucay.	<i>Thrichomys apereoides</i>
LEPORIDAE		
<i>Sylvilagus paraguensis</i>	Sapucay.	<i>Sylvilagus brasiliensis</i>
Thomas		<i>paraguensis</i>

Apéndice 2. Especies que pueden estar amenazadas o en peligro en Paraguay pero de las que hay información insuficiente para juzgar su estado. R.O. = Región oriental; Ch. = Chaco.

Especie	Distribución en Paraguay	Distribución en Sudamérica	Comentarios
<i>Caluromys lanatus</i>	R.O.	Amazonía occidental a Paraguay y Misiones, Argentina.	Probablemente arborícola estricta y restringida a los bosques.
<i>Micoureus demerarae</i>	R.O.	América tropical central y del sur hasta Paraguay y Misiones, Argentina.	Arborícola; común en el norte de Sudamérica.
<i>Thylamys macrura</i>	R.O.	Paraguay, probablemente áreas adyacentes del SE de Brasil.	Se conocen muy pocos especímenes.
<i>Cabassous chacoensis</i>	Ch.	Chaco paraguayo y el norte de Argentina.	Distribución restringida.
<i>Cabassous tatouay</i>	Sur de R.O.	SE de Paraguay y SE del sur de Brasil hasta Uruguay.	Poco común a lo largo de su distribución.
<i>Cabassous unicinctus</i>	Norte de R.O.	Este de los Andes desde Colombia al Mato Grosso do Sul, Brasil.	Reportado por Roguin (1986) de un solo espécimen colectado cerca de Bella Vista.

Apéndice 2. Continuación...

Especie	Distribución en Paraguay	Distribución en Sudamérica	Comentarios
<i>Chaetophractus villosus</i>	Centro y oeste del Ch.	Este de las tierras bajas del sur de Bolivia y la mayor parte del este de los Andes hasta el sur de Argentina.	—
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	Centro y oeste del Ch.	SE de Bolivia hacia el sur hasta la mitad de Argentina.	—
<i>Chlamphorhynchus retusus</i>	Ch.	Chaco del Paraguay, Bolivia, Argentina.	Poco común a lo largo de su rango limitado.
<i>Dasyatis hybridus</i>	Sur del R.O., probablemente también el Ch.	S de Paraguay hacia el sur a través de las pampas argentinas y de Uruguay.	Probablemente cazada para alimento.
<i>Bradypus variegatus</i>	Ch.? R.O.?	Sudamérica tropical.	Listada por Cabrera (1957-1961) para el N del Ch. y Misiones, Argentina. No hay registros recientes.
<i>Natalus</i> sp.	R. O.	Especie incierta; el género se encuentra en el trópico de América Central y el noreste de Sudamérica.	Conocida de una sola localidad en el Depto. Concepción.

Apéndice 2. Continuación...

Especie	Distribución en Paraguay	Distribución en Sudamérica	Comentarios
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	R.O., norte del Ch.	Posiblemente poblaciones disyuntas en el N de Sudamérica y SE de Brasil	—
<i>Phyllostomus discolor</i>	R. O.	Distribuida ampliamente en Sudamérica tropical.	Conocida de una sola localidad en Paraguay, que está cerca del límite sur del rango de la especie.
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Norte del R.O.	Distribuida ampliamente en Sudamérica tropical.	Conocida de una sola localidad en Paraguay, que está cerca del límite sur del rango de la especie.
<i>Tonatia bidens</i>	R.O., Ch.	Distribuida ampliamente en Sudamérica tropical.	En Paraguay es conocida de dos especímenes del Ch. occidental y uno del sur del R.O. Probablemente poco común a lo largo de su rango.
<i>Tonatia silvicola</i>	R.O.	Distribuida ampliamente en Sudamérica tropical.	Conocida de una sola localidad en el centro de R.O.; probablemente poco común a lo largo de su rango

Apéndice 2. Continuación...

Especie	Distribución en Paraguay	Distribución en Sudamérica	Comentarios
<i>Diaemus youngi</i>	R.O.	Distribuida ampliamente en Sudamérica tropical.	En Paraguay conocida por un solo registro.
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	R.O.	Distribuida ampliamente en Sudamérica tropical.	Conocida de una sola localidad en el sur de R.O.
<i>Eptesicus diminutis</i>	R.O.	Conocida de pocas localidades en Sudamérica tropical y subtropical	Conocida solamente de unos pocos especímenes colectados de localidades a lo largo del río Paraná en el SE de Paraguay.
<i>Histioglossus velatus</i>	R.O.	E de Brasil, Paraguay, Uruguay	—
<i>Myotis simus</i>	Paraguay en R. O. también E del Ch.	Distribuida ampliamente en Sudamérica tropical	Conocida solamente de dos localidades en Paraguay.
<i>Myotis ruber</i>	Centro y sur del R.O.	SE de Brasil, Paraguay, NE de Argentina.	—

Apéndice 2. Continuación...

Especie	Distribución en Paraguay	Distribución en Sudamérica	Comentarios
<i>Eumops auripendulus</i>	Ch.; occidente del R.O.	Distribuida ampliamente en Centro y Sudamérica.	Probablemente poco común o cuando menos difícil de coleccionar a lo largo de la mayor parte de su rango.
<i>Eumops dabbenei</i>	Ch. cerca del Río Paraguay	Conocida de Colombia, Venezuela, N de Argentina y Paraguay.	Puede ser conspecífico con <i>E. undermodi</i> de Centroamérica, México y el S. de los Estados Unidos.
<i>Eumops glaucinus</i>	Centro de Ch.	Distribuido ampliamente desde el S. de E.U.A. hasta Paraguay y el N de Argentina.	Poco común a lo largo de su distribución.
<i>Nyctinomops macrotis</i>	A lo largo del R. Paraguay	Distribuida ampliamente desde el centro de los E.U.A. al N de Argentina y Uruguay.	Un sólo registro para Paraguay.
<i>Callithrix argentata</i>	Norte del Ch.	N y centro de Brasil, E de Bolivia, N del Chaco paraguayo.	Se ha sugerido que no está en peligro (Stallings y Mittermeier, 1983), pero es conocida solamente de una pequeña área del norte del Chaco.

Apéndice 2. Continuación...

Especie	Distribución en Paraguay	Distribución en Sudamérica	Comentarios
<i>Callicebus donacophilus</i>	Norte y centro del Ch.	Centro de Bolivia, Mato Grosso en Brasil, O de Paraguay.	
<i>Conepatus humboldti</i>	Sur de R.O.	Paraguay y NE de Argentina hasta el Estrecho de Magallanes	No hay especímenes recientes, pero zorrillos, probablemente de esta especie, han sido vistos recientemente en los bosques cercanos al Paraná en el sur de Paraguay; se cree que es diferente del zorrillo del norte del Chaco (<i>Conepatus chinga</i>) pero este género necesita una revisión.
<i>Onychifelis colocolo</i>	Ch.	Chaco paraguayo hacia el estrecho de Magallanes.	—
<i>Mazama nana</i>	Sur R.O.	Centro y S de Brasil al N de la Argentina.	Un sólo registro de Paraguay en manchones de bambú a lo largo del Río Paraná.

Apéndice 2. Continuación...

Especie	Distribución en Paraguay	Distribución en Sudamérica	Comentarios
<i>Calomys callidus</i>	Sur del R.O.?	Sur del Paraguay hasta Uruguay y el centro de Argentina.	Especímenes de Paraguay fueron localizados en mapas por Corti <i>et al.</i> (1987) pero no listan localidades específicas. Los especímenes del SE de Paraguay pueden ser <i>callidus</i> , <i>callosus</i> y/o <i>musculus</i> .
<i>Coendou prehensilis</i>	R.O.	Distribuida ampliamente en Sudamérica tropical hasta Paraguay y Misiones, Argentina.	Muy pocos especímenes de Paraguay. Estrictamente arbórea; puede ser difícil de atrapar u observar.
<i>Sphiggurus spinosus</i>	R.O.	Paraguay y E de Brasil S a Uruguay.	Posiblemente restringida a playas del Río Paraná (Wilson y Reeder, 1993).
<i>Ctenomys boliviensis</i>	Extremo occidental del Ch.	Centro de Bolivia, O de Paraguay NO de Argentina.	Conocido de una sola localidad en Paraguay.
<i>Ctenomys dorsalis</i>	Centro y occidental del Ch.	Conocida solamente de Paraguay.	—

Apéndice 2. Continuación...

Especie	Distribución en Paraguay	Distribución en Sudamérica	Comentarios
<i>Chomys laticeps</i>	R.O.	Este de Paraguay y Brasil adyacente.	Cavador y difícil de colectar; las madrigueras que hace esta especie o la siguiente, eran moderadamente comunes en áreas boscosas o secundarias en el oriente del Paraguay.
<i>Euryzgomatomys spinosus</i>	R.O.	S y E de Brasil, E del Paraguay, NE de Argentina.	—
<i>Proechimys longicaudatus</i>	Norte del Ch.	Centro y E del Peru, O de Bolivia, N de Paraguay, S de Brasil.	Conocida de un sólo ejemplar en colecciones recientes.

MAMÍFEROS DEL PERÚ

VICTOR PACHECO

*Departamento de Mastozoología, Museo de Historia Natural,
Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Apartado 14-0434, Lima-14, Perú
y American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street,
Nueva York, NY 10024-5192, E.U.A.*

INTRODUCCIÓN

El Perú es uno de los países con mayor diversidad de mamíferos en el mundo; sin embargo, el conocimiento que se tiene de ellos es incipiente, especialmente a nivel sistemático, con varios géneros nunca o parcialmente revisados, especies sustentadas sólo por los holotipos y los datos de colecta asociados a ellas, y con los rangos de distribución mal conocidos para la mayoría de las especies. Todo ésto hace comprensible la expresión de Pine (1982:30) al referirse a algún intento de estudiar los mamíferos peruanos en forma integral: "tal trabajo parecería ser virtualmente imposible con el grado de conocimiento presente", expresión que aún considero en gran parte vigente. Afortunadamente, a nivel continental Cabrera (1957, 1961) proporcionó un catálogo de los mamíferos sudamericanos, el cual, aunado a compilaciones mundiales recientes (e.g. Nowak, 1999; Wilson y Reeder, 1993), es pieza fundamental para cualquier mastozoólogo de la fauna peruana. Hasta ahora, sólo Grimwood (1969) ha tratado en forma exclusiva e integral a los mamíferos del Perú, particularmente las especies con problemas de conservación. Sólo existen dos listas de mamíferos de Perú (Soukup, 1960, 1961, 1965; Tovar, 1971), ambas productos de recopilaciones de datos bibliográficos sin estar basados en registros de ejemplares. Una lista reciente anotada de todos los mamíferos peruanos (Pacheco *et al.*, 1995) no pretende llenar este vacío, sino simplemente delinear el marco de referencia de la diversidad de mamíferos en el Perú.

Este trabajo presenta un esquema global de la diversidad de los mamíferos en el Perú, sus patrones de distribución con énfasis en los taxa endémicos, una breve historia de su conocimiento, su importancia y estado de conservación, las causas que producen mayormente la disminución de especies y los agentes natura-

les y humanos que retrasan el desarrollo de su estudio. Sin embargo, el alcance de este trabajo está aún lejos de mostrar un panorama preciso de la mastozoología en el Perú y, más bien, pretende servir de base y estímulo a nuevos estudios.

ESTADO DEL CONOCIMIENTO MASTOZOOLÓGICO

En un detallado análisis del tema, Hershkovitz (1987a) hizo una reseña de los principales colectores e investigadores de mamíferos en Sudamérica, desde 1492 hasta mediados del siglo XIX, señalando a Johann Jacob von Tschudi como uno de los primeros estudiosos dedicados a la fauna peruana (Tschudi, 1844a, b). La historia de la mastozoología peruana a partir de mediados del siglo pasado aún se encuentra por analizar; sin embargo, se puede puntualizar la gran contribución de clásicos como Oldfield Thomas, J. A. Allen, Wilfred H. Osgood y Colin C. Sanborn, al describir la fauna mastozoológica peruana en numerosos trabajos. Perú no ha tenido la fortuna de tener un E. Raymond Hall como México o un Wilfred H. Osgood como Chile, quienes tempranamente sentaron las bases de lo que hoy se conoce en esos países (e.g. Hall y Kelson, 1959; Osgood, 1943). Sin embargo, varios investigadores extranjeros han contribuido notablemente a su conocimiento en grupos específicos, como Louise H. Emmons (e.g. Emmons y Feer, 1990, 1997), Alfred L. Gardner (e.g. Gardner y Creighton, 1989), Philip Hershkovitz (e.g. Hershkovitz, 1977, 1992), Karl F. Koopman (e.g. Koopman, 1978), James L. Patton (e.g. Patton, 1997; Patton y Smith, 1992) y Oliver P. Pearson (e.g. Pearson, 1982) entre otros.

Uno de los primeros zoólogos que trabajó con mamíferos para el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (UNMSM) en la década de los años 40, fue el profesor austríaco Franz Spillman, quien obtuvo interesantes colectas, principalmente del Departamento de Puno. Hasta donde se tiene conocimiento, el primer peruano formalmente interesado en la mastozoología fue el Sr. Enrique Zúñiga, quien en 1941 acompañó a la expedición del Dr. C. C. Sanborn en el sureste de Perú. En mérito de su desempeño, fue asignado como miembro del Museo (C. C. Sanborn, in litt.). Posteriormente, el roedor *Melanomys zunigae*, colectado en las lomas de los alrededores de Lima, fue dedicado al Sr. Zúñiga, quien fue su colector (Sanborn, 1949). El Sr. Javier Ortiz de la Puente Denegri (1928-1952) también marcó un hito importante en la historia de la mastozoología peruana, con su monografía sobre los murciélagos del Departamento de Lima (Ortiz de la

Puente, 1951) y en la formación metodológica de la colección mastozoológica del Museo de Historia Natural, UNMSM. Su temprana muerte, en 1952, a los 24 años, dejó un profundo vacío en la mastozoolología peruana por muchos años. Posteriormente, la Dra. María Koepcke y su esposo Dr. Hans-W. Koepcke, añadieron importantes especímenes a la colección. El Dr. Ismael Ceballos Bendezú, en el Cuzco y el Dr. Hernando de Macedo-Ruíz, en Lima, mantuvieron activa el área de la mastozoolología en la investigación y docencia (Ceballos-Bendezú, 1955; Macedo-Ruíz y Mittermeier, 1979). Con la necesidad de primates para investigaciones biomédicas, varios investigadores incursionaron por los ríos de la Amazonía peruana, compilando datos de sus hábitats, requerimientos alimenticios, estado de conservación y enfermedades. En este aspecto, contribuyeron el Sr. Pekka Soini (Soini, 1990), Filomeno Encarnación (Encarnación *et al.*, 1990), Napoleón Castro-Rodríguez (Castro-Rodríguez, 1990), Luis Moya (Moya *et al.*, 1990), Rolando Aquino (Aquino y Encarnación, 1988) y Julio Tapia (Tapia *et al.*, 1990). Actualmente, uno de los mejores naturalistas y colectores peruanos es el Sr. Pedro Hocking, quien, en sus infatigables recorridos de misionero evangelista a través de todo el territorio del país, ha realizado interesantes colecciones de mamíferos, especialmente los de mayor tamaño.

El conocimiento de los mamíferos en el Perú es aún incipiente, aunque su gran riqueza de especies puede indicar un vasto conocimiento de la fauna. El escaso número de investigadores peruanos y de colecciones científicas, comparado con otros países como Brasil, Chile o México, es un indicador de esto (véase Péfaur, 1987). En el Perú, la mayor colección de mamíferos se encuentra en el Museo de Historia Natural, UNMSM, que alberga cerca de 20,000 ejemplares. Existen, además, pequeñas colecciones universitarias en el interior del país como las de Arequipa, Cuzco, Iquitos y Trujillo, con menos de 500 ejemplares cada una, dedicadas principalmente a la exhibición y con énfasis en especies de mayor tamaño. En Perú existen menos de 20 personas residentes dedicadas al estudio de la biología de los mamíferos. De ellas, menos de diez colectan de manera frecuente y trabajan con colecciones científicas; la mayoría son miembros del Museo de Historia Natural, cuyos temas de investigación incluyen aspectos de sistemática, distribución y conservación. Estos investigadores incluyen a Rosa Arana-Cardó (Arana-Cardó y Ascorra, 1990), César F. Ascorra (Ascorra *et al.*, 1991, 1993), Antonio Brack (Brack, 1974), Mariela Leo (Leo y Gardner, 1993), Cecilia Pacheco-Acero (Pacheco-Acero y Pacheco, 1993), Mónica Romo (Leo y Romo, 1992), Patricia Majluf

(Majluf y Reyes, 1989), Julio Reyes (Reyes *et al.*, 1991), Sergio Solari (véase Pacheco *et al.*, 1993), María V. Tenicela-Rodríguez (Tenicela-Rodríguez, 1994) y Elena Vivar (Vivar y Arana-Cardó, 1994).

La mayoría de las especies de mamíferos del Perú han sido descritas y estudiadas por extranjeros, por lo que sus holotipos están depositados en colecciones extranjeras y existen pocos especímenes de referencia en colecciones del país. Esta situación, aunada a la escasa literatura local, constituye un gran obstáculo para las nuevas generaciones de estudiantes peruanos. Sin embargo, la cooperación institucional con museos extranjeros ha ayudado a superar algunas de estas limitaciones. Muchas especies están por describirse y el grado de conocimiento de las especies conocidas es, en muchos casos, incipiente o basado en el holotipo, por lo que se debe considerar que la mastozoología en el Perú está en sus inicios.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

Hasta hace poco se consideraba para el Perú un estimado de 361 especies de mamíferos (Pulido, 1991), riqueza comparable con un listado previo que registró 378 especies (Tovar, 1971). Sin embargo, una revisión extensa y actual de la literatura, acompañada del estudio de especímenes depositados en museos, elevan este número a, por lo menos, 460 especies (Pacheco *et al.*, 1995). La diversidad de mamíferos es notable y es uno de los países con mayor número de especies en la Región Neotropical. Esta alta diversidad está relacionada con su posición geográfica tropical y con el efecto topográfico que produce la Cordillera de Los Andes, que corre a lo largo de toda su extensión, que produce una incomparable riqueza de regiones y microhábitats.

Se han registrado 427 especies de mamíferos terrestres (incluyendo especies voladoras, acuáticas y semiacuáticas) y 33 especies marinas, representando 13 órdenes, 50 familias y 196 géneros (cuadro 1). Los murciélagos (152, 33%) y los roedores (152, 33%) comprenden los órdenes más numerosos de especies, seguidos por los carnívoros (35, 8%), primates (32, 7%), cetáceos (30, 7%), didelfimorfos (27, 6%), xenartros (13, 3%), artiodáctilos (12, 3%), perisodáctilos (2, 0.4%), paucituberculados (12, 0.4%) y un insectívoro, sirenio y lagomorfo (cada uno con 0.2%). Entre los murciélagos, *Sturnira* con 10 especies (ó *Artibeus* con 12, si incluye a *Dermanura* y *Koopmania*) y, entre los roedores, *Thomasomys* con 19 especies, *Akodon* con 13 y *Oryzomys* con 12, son los géneros más diversos.

Cuadro 1. Diversidad de los mamíferos de Perú a nivel de familias, géneros y especies (basado en Pacheco *et al.*, 1995). El número de taxa endémicos se incluye en paréntesis.

Órdenes	Familias	Géneros	Especies
Paucituberculata	1	2	2
Didelphimorphia	1	13	27 (1)
Xenarthra	4	9	13 (1)
Insectivora	1	1	1 (1)
Chiroptera	8	54 (2)	152 (6)
Primates	3	12	32 (3)
Carnivora	7	25	35
Cetacea	7	21	30
Sirenia	1	1	1
Perissodactyla	1	1	2
Artiodactyla	3	7	12
Rodentia	12	49 (1)	152(37)
Lagomorpha	1	1	1
TOTAL	50	196 (3)	460(49)

Endemismo

Los mamíferos endémicos del Perú incluyen a tres géneros (*Platalina*, *Tomopeas* y *Punomys*) y 49 especies (cuadro 2). Las especies endémicas están distribuidas en los siguientes órdenes: 1 didelfimorfo, 1 insectívoro, 1 edentado, 3 primates, 6 murciélagos y 37 roedores. Paradójicamente, el mayor porcentaje de especies endémicas (75%) se encuentra en los roedores, un grupo ampliamente ignorado en la conservación peruana.

La Vertiente Occidental se caracteriza por su alto nivel de endemismo incluyendo a dos géneros, *Platalina* y *Tomopeas*. El género *Amorphochilus*, también endémico de la Vertiente Occidental, está distribuido ampliamente a lo largo del Perú y localidades marginales de Ecuador y Chile. En total, siete especies de mamíferos (14%) son endémicas de la Costa y Vertiente Occidental del Perú, sorprendentemente mayor que las cinco especies endémicas (10%) de la

Cuadro 2. Especies de mamíferos endémicos de Perú, con su distribución regional y localidades marginales.

Especie	Distribución regional
INSECTIVORA	
<i>Cryptotis peruviensis</i> Vivar, Pacheco y Valqui, 1997	Vertiente Occidental y Oriental, norte; Piura y Cajamarca.
DIDELPHIMORPHIA	
<i>Marmosa andersoni</i> Pine, 1972	Vertiente Oriental, sur; Cuzco, Hacienda Villa Carmen, Cosñipata.
XENARTHRA	
<i>Dasypus pilosus</i> (Fitzinger, 1856)	Vertiente Oriental, norte y centro; Amazonas, San Martín, Huánuco.
CHIROPTERA	
<i>Mimon koepckeae</i> Gardner y Patton, 1972	Vertiente Oriental, centro; Ayacucho, Huanhuachayo.
<i>Anoura</i> sp	Vertiente Oriental, centro; Ayacucho, Huanhuachayo.
<i>Platalina genovensium</i> Thomas, 1928	Vertiente occidental y valle interandino central; Piura, Lima, Arequipa y Huánuco.
<i>Sturnira nana</i> Gardner y O'Neill, 1971	Vertiente Oriental, centro; Ayacucho, Huanhuachayo.
<i>Tomopeas rarus</i> Miller, 1900	Costa y Vertiente occidental; Piura, Cajamarca, La Libertad, Lima.
<i>Mormopterus phrudus</i> (Handley, 1956)	Vertiente Oriental, sur; Cuzco, Machu Picchu.
PRIMATES	
<i>Aotus miconax</i> Thomas, 1927	Vertiente Oriental, norte; Amazonas, San Nicolás.
<i>Callicebus oenanthe</i> Thomas, 1924	Vertiente oriental, norte; San Martín, Moyobamba, Alto Río Mayo.
<i>Lagothrix flavicauda</i> (Humboldt, 1812)	Vertiente Oriental, norte; San Martín y Amazonas.

Cuadro 2. Continuación...

Especie	Distribución regional
RODENTIA	
<i>Sciurus pyrrhinus</i> Thomas, 1898	Vertiente Occidental, Centro; Junín, Chanchamayo; Pasco, Cerro Chontiya.
<i>Sciurus sanborni</i> Osgood, 1944	Llanura Amazónica, sureste; Madre de Dios, entre Río Manu y Río Tambopata; Puno, La Pampa.
<i>Amphinectomys savamis</i> Malygin, Aniskin, Isaev y Milshnikov, 1994	Llanura Amazónica, noreste; Loreto, Jenaro Herrera.
<i>Oryzomys keaysi</i> J. A. Allen, 1900	Vertiente Oriental, sur; Cuzco, Machu Picchu, Río Cosñipata; Puno, 12 m. N de Limbani.
<i>Oryzomys polius</i> Osgood, 1913	Vertiente Oriental, norte; Amazonas, Tambo Carrizal, Este de Balsas.
<i>Oligoryzomys arenalis</i> Thomas, 1913	Costa y Vertiente Occidental, Piura a Arequipa; Valle Interandino, Amazonas, cerca a Chachapoyas.
<i>Oligoryzomys</i> sp	Puna, sureste; Puno, Purina y San Antonio.
<i>Oecomys phaeotis</i> (Thomas, 1901)	Vertiente Oriental, sureste; Cuzco, Río Cosñipata; Puno, Río Inambari.
<i>Melanomys zuniagai</i> (Sanborn, 1949)	Costa, centro; Lima, Lomas de Atocongo.
<i>Neacomys</i> sp	Vertiente Oriental, sureste; Cuzco, Río Cosñipata.
<i>Scolomys ucayalensis</i> Pacheco, 1991	Llanura Amazónica, noreste; Loreto, Jenaro Herrera.
<i>Thomasomys incanus</i> (Thomas, 1894)	Vertiente Oriental, norte y centro; San Martín, Laplap, Río Túmac; Huánuco; Junín, Valle del Vitoc.
<i>Thomasomys kalinowskii</i> (Thomas, 1894)	Vertiente Oriental, centro; Huánuco, Panao; Ayacucho, Yuraccyacu.
<i>Thomasomys notatus</i> Thomas, 1917	Vertiente Oriental, centro y sur; Huánuco, Cordillera Carpish; Cuzco, Torontoy, Machu Picchu y Río Cosñipata.
<i>Thomasomys rosalia</i> Thomas y St. Leger, 1926	Vertiente Oriental, norte; Amazonas, Goncha.

Cuadro 2. Continuación...

Especie	Distribución regional
<i>Thomasomys taczanowskii</i> (Thomas, 1882)	Vertiente Oriental, norte y centro; Cajamarca, Tumbillo, Río Malleta; Aya-cucho, Yuraccyacu.
<i>Thomasomys apeco</i> Leo y Gardner, 1993	Vertiente Oriental, norte; San Martín, Parque Nacional Río Abiseo.
<i>Thomasomys macrotis</i> Gardner y Romo, 1993.	Vertiente Oriental, norte; San Martín, Parque Nacional Río Abiseo.
<i>Thomasomys</i> sp	Vertiente Oriental, norte; San Martín, Parque Nacional Río Abiseo.
<i>Akodon kofordi</i> Myers y Patton, 1989	Vertiente Oriental, sur (en el borde con la puna); Cuzco, Amacho, Marcapata; Puno, Agualani, Limbani.
<i>Akodon orophilus</i> Osgood, 1913	Vertiente Oriental, norte y centro; San Martín, Puerta del Monte; Huánuco, Unchog.
<i>Akodon surdus</i> Thomas, 1917	Vertiente Oriental, sur; Cuzco, Machu Picchu y Santa Ana, Idma.
<i>Akodon torques</i> (Thomas, 1917)	Vertiente Oriental, centro y sur; Junín, Palca; Cuzco, Río Cosñipata; Ayacucho, Yuraccyacu.
<i>Akodon juninensis</i> Myers, Patton y Smith, 1990	Puna, centro y sur; Ancash, Lima, Junín, Huancavelica y Ayacucho.
<i>Calomys sorellus</i> (Thomas, 1900)	Puna; de La Libertad a Puno.
<i>Oxymycterus hiska</i> Hinojosa, Anderson y Patton, 1987	Vertiente Oriental, sur; Puno, <i>ca.</i> Yanahuaya.
<i>Phyllotis amicus</i> Thomas, 1900	Costa y Vertiente Occidental; de Lambayeque, Eten a Arequipa, Atiquipa.
<i>Phyllotis definitus</i> Osgood, 1915	Vertiente Occidental, centro; Ancash, Macate, Pariacoto, Tinco y Huaraz.
<i>Phyllotis gerbillus</i> Thomas, 1900	Costa, norte; Piura y Lambayeque.
<i>Punomys lemmius</i> Osgood, 1943	Puna, suroeste; Arequipa, Tacna y Puno.
<i>Punomys kofordi</i> Pacheco y Patton, 1995	Puna, sureste; Puno, Limbani.

Cuadro 2. Continuación...

Especie	Distribución regional
<i>Neusticomys peruviansis</i> (Musser y Gardner, 1974)	Llanura Amazónica, sur; Ucayali, Balta; Madre de Dios, Río Manu.
<i>Echimys rhipidurus</i> Thomas, 1928	Llanura Amazónica; Loreto, <i>ca.</i> Iquitos; Ucayali, <i>ca.</i> Pucallpa.
<i>Dasyprocta kalinowskii</i> Thomas, 1897	Vertiente Oriental, sur; Cuzco, Hacienda Cadena e Idma; Puno, Yanamayu, San Juan y Valle Grande.
<i>Lagidium peruanum</i> Meyen, 1833	Puna, Vertiente Occidental y Costa; de Ancash a Tacna; posiblemente en Cajamarca.
<i>Ctenomys peruanus</i> Sanborn y Pearson, 1962	Puna, suroeste; Puno, Pisacoma, Hacienda Pairumani y Mazocruz.
<i>Dactylomys peruanus</i> Allen, 1900	Vertiente Oriental, sur; Puna, Inca Mines.

Llanura Amazónica. El origen de la fauna occidental es aún desconocida, y probablemente se remonta al Plioceno; sus afinidades con la fauna amazónica o la región Mesoamericana necesita ser investigada filogenéticamente (Patterson *et al.*, 1992). El roedor *Punomys* es endémico de la Puna, al sur del Perú. El género *Lestoros*, antes considerado endémico del Perú, ha sido recientemente reportado para el norte de Bolivia (Anderson, 1997). A nivel de especies, el mayor número de endémicos (30 especies, 61%) se restringe a los bosques montanos orientales, seis veces más que la Llanura Amazónica. De hecho, la Llanura Amazónica en el Perú es sumamente pobre en endemismos.

El estudio del endemismo es importante porque puede indicar áreas de alta diversificación y especiación. Sin embargo, a veces es ambiguo definir un endémico debido a dos factores. Primero, el estado sistemático de algunos taxa es pobremente conocido, lo cual impide tener un consenso de la diversidad biológica existente. En el Perú aún estamos lejos de saber el contenido de muchos de los taxa. Por ejemplo, si *Thomasomys aureus* y *Akodon aerosus* del sur del Perú difieren de las poblaciones del Ecuador (como así parece ser), entonces dos roedores endémicos deben añadirse a la lista. La variabilidad de las poblaciones de *Chroemys jelskii* sugiere la existencia de más de una especie (Patton y Smith, 1992), por lo que también se incrementaría el número de

endemismos. Los casos como éstos son numerosos y hacen cambiar rápidamente las estimaciones de diversidad de especies y endemismos. El segundo criterio, el de distribución, es artificial si se usan las fronteras geográficas como límites de distribución. Si *Punomys lemminus* ocurre en el norte de Chile, como el tipo de hábitat parece sugerir, entonces habría un género endémico menos para el Perú. Igualmente, *Tomopeas* y *Platalina* eventualmente podrían estar en el Ecuador y/o Chile, sin que esto disminuya la importancia biogeográfica de estos géneros. El alto número de endemismos de un país puede indicar la mayor área de un país y/o una menor superficie de fronteras en relación con su área. Por lo que es más significativa la distribución de especies y endemismos a nivel de provincias biogeográficas (Koopman, 1978).

Brack (1986) mencionó 43 especies de mamíferos endémicos del Perú, incluyendo las siguientes 15 especies: *Caluromysiops irrupta*, *Marmosa juninensis*, *Marmosa leucastra*, *Marmosa quichua*, *Philander mcilhennyi*, *Lonchophylla hesperia*, *Choeroniscus inca*, *Vampyrops nigellus*, *Vampyrops brachycephalus*, *Vampyressa melissa*, *Molossops milleri*, *Promops davisoni*, *Oryzomys xantheolus*, *Calomys frida* y *Phyllotis magister*. El estatus de varias de estas especies ha sido modificado por cambios en la taxonomía o en el área de distribución. *Caluromysiops irrupta* es ahora reportada en regiones adyacentes de Brasil (Emmons y Feer, 1990). *Marmosa juninensis* y *M. leucastra* están ahora incluídas en *Marmosops parvidens* y *M. noctivagus* respectivamente (Gardner, 1993a), dos especies de amplia distribución. *Marmosa quichua* está incluída en *M. murina*, también de amplia distribución (Gardner, 1993a). *Philander mcilhennyi* ocurre también en Amazonas y Acre, Brasil (Emmons y Feer, 1997). *Lonchophylla hesperia*, *Promops davisoni*, *Vampyressa melissa*, *Oryzomys xantheolus* y *Eptesicus innoxius*, hasta hace poco consideradas endémicas, han sido también encontradas en el Ecuador (Albuja, 1991) y *Amorphochilus schnablii* en Chile (Mann, 1978) y Ecuador (Albuja, 1991). *Choeroniscus minor* incluye a *inca* (Koopman, 1978) y es de amplia distribución (Koopman, 1982). *Platyrrhinus* (= *Vampyrops*) *lineatus* incluye a *nigellus* (Willig y Hollander, 1987) y es de amplia distribución (Koopman, 1982). *Platyrrhinus* (= *Vampyrops*) *brachycephalus* es de amplia distribución (Koopman, 1982). *Molossops planirostris* incluye a *milleri* y es de amplia distribución (Koopman, 1982). *Calomys sorellus* incluye ahora a *frida* (Hershkovitz, 1962). Finalmente, *Phyllotis magister* ha sido también encontrada para el norte de Chile (Spotorno, 1976).

Sin embargo, el número de especies endémicas no ha variado significativamente, debido al descubrimiento de nuevas especies y a la revisión

de algunos géneros. Las especies nuevas (por describirse) de *Anoura*, *Neacomys* y *Thomasomys* son también consideradas endémicas, pero colectas adicionales podrían ampliar sus rangos de distribución.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

El presente ensayo pretende describir y sintetizar los patrones de distribución conocidos y esbozar algunos probables patrones, para lo cual es necesaria una exposición breve de los principales aspectos geográficos de Perú (Figs. 1 y 2). La Cordillera de los Andes es la principal característica topográfica del país. Cruza su territorio de norte a sur, paralela a la línea de la costa, con alturas que superan los 4,000 msnm, excepto en el norte, donde presenta una brecha que baja hasta los 2,200 msnm, denominada la Depresión de Huancabamba.

Con base a la Cordillera de los Andes, el país es dividido en seis regiones fisiográficas (Fig.2). La Costa, desde el nivel del mar hasta alrededor de los 1,000 msnm; la Vertiente Occidental de Los Andes, de 1,000 a 3,500 msnm; la Puna es la zona altoandina por encima de los 3,500 msnm, ubicada al sur de la Depresión de Huancabamba entre la Vertiente Occidental y Oriental; la Vertiente Oriental, de 1,000 a 3,500 msnm en el lado oriental de los Andes; la Llanura Amazónica, debajo de los 1,000 msnm; y el Páramo, en la zona alta y al norte de la Depresión de Huancabamba. La presente zonificación geográfica es preferida a propuestas más complejas y basadas en distintas combinaciones de factores físicos y biológicos (Brack-Egg, 1986; ONERN, 1976; Tosi, 1960). Un esquema simple y más natural nos permite revelar patrones resultantes de las distribuciones mismas de las especies, y no al revés donde las especies son usadas *a posteriori* para definir un esquema propuesto. Esta división es también similarmente usada para otros grupos diversos, e.g., análisis florísticos (Cano y Valencia, 1992), distribución de bosques de *Polylepis* (Kessler, 1995), helechos (Tryon y Stolze, 1994), arañas (Silva, 1992) y aves (Parker *et al.*, 1985).

El estado sistemático incierto de muchas especies, especialmente de murciélagos y roedores, y el conocimiento impreciso de la distribución de muchas de ellas, hace difícil y provisional cualquier análisis de patrones de distribución. Se conocen, sin embargo, algunos estudios sobre la distribución de los murciélagos (Koopman, 1978, 1982), roedores altoandinos y desérticos (Hershkovitz, 1962; Pearson, 1982) y roedores de bosques montanos nublados (Patton *et al.*, 1990). La carencia de información detallada es la principal limitante para poder analizar rigurosamente

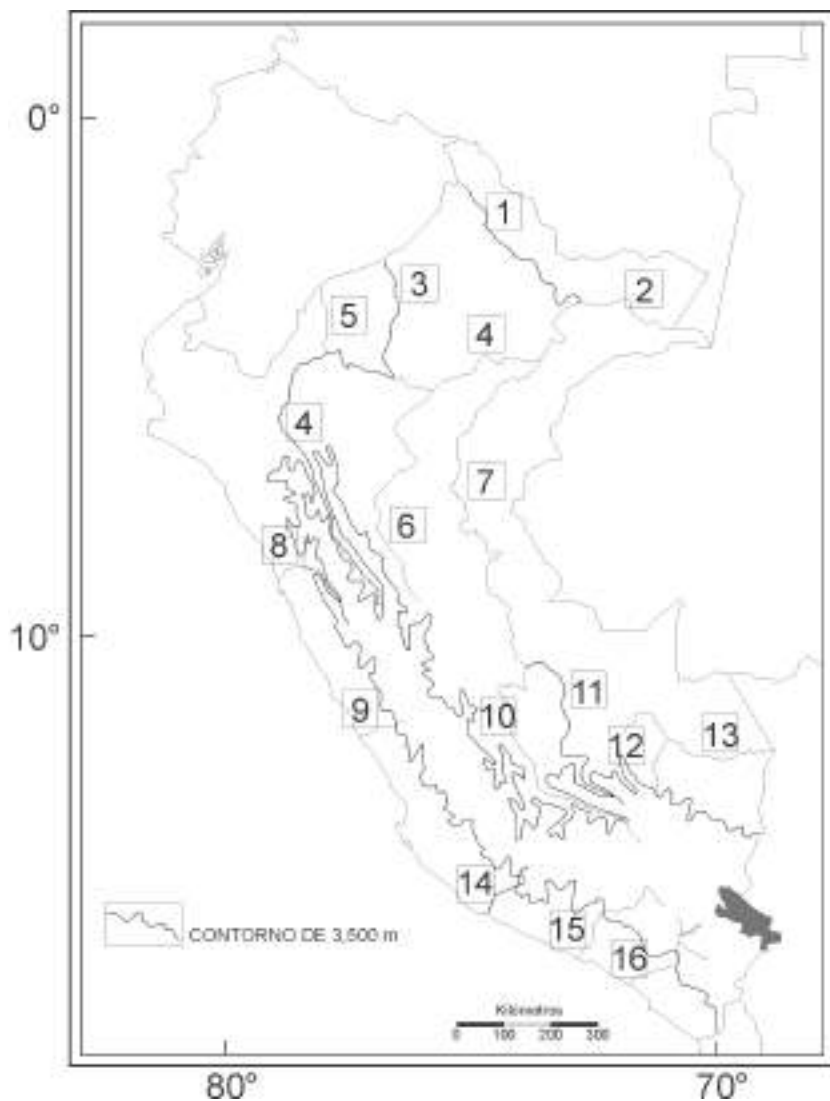


Figura 1. Principales características físico-geográficas del Perú. Los nombres de los ríos se mencionan a continuación: Río Napo (1); Río Amazonas (2); Río Pastaza (3); Río Marañón (4); Río Santiago (5); Río Huallaga (6); Río Utcubamba (7); Río Santa (8); Río Rimac (9); Río Apurímac (10); Río Urubamba (11); Río Alto (12); Río Madre de Dios (13); Río Acari (14); Río Majes (15); Río Tambo (16).

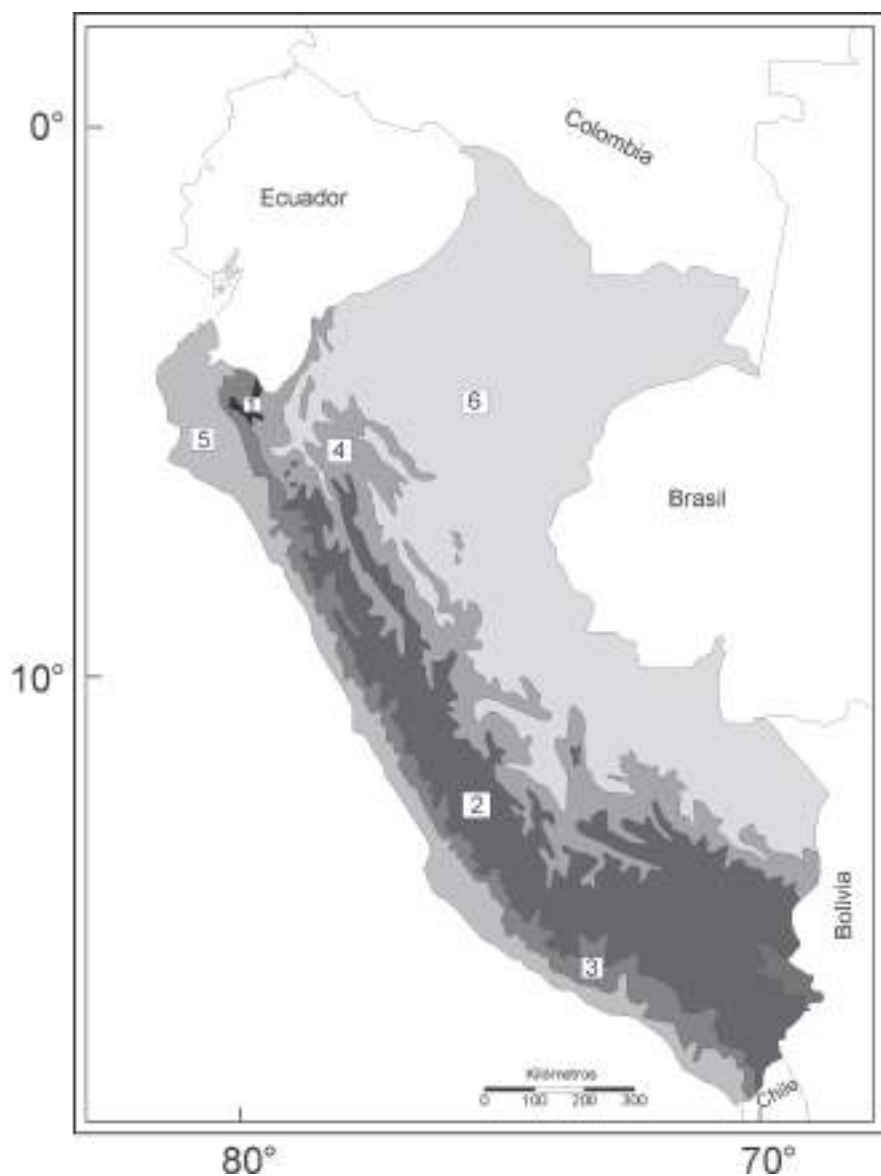


Figura 2. Regiones fisiográficas del Perú usadas en este trabajo. Se indica el páramo (1), puna (2), vertiente occidental (3), vertiente oriental (4), costa (5) y llanura amazónica (6).

gradientes latitudinales o localizar áreas de alta diversidad por el sistema de cuadrantes.

Debido a que un buen número de los mamíferos de la Costa y de la Vertiente Occidental de los Andes son compartidos, estas dos regiones se tratan a veces en forma conjunta. En Palambla, Piura, en el noroeste del Perú, se encuentra el límite sur de la fauna de la Costa Pacífica de Ecuador y Colombia (Koopman, 1978, 1982), pero algunos componentes de esa biota llegan más al sur (Patterson *et al.*, 1992), por ejemplo, *Sturnira erythromos* a Cajamarca, Montesecco y *Sturnira lilium* a Cajamarca, cerca de Chilite (V. Pacheco, obs. pers.). Otras especies llegan hasta los 12°S, a la latitud de Lima, donde se conocen especies como *Melanomys zunigae* (12°S), *Sturnira bogotensis* (13°S) y *Didelphis albiventris* (12°S). *Artibeus fraterculus*, endémico de esta zona y registrado hasta Ica, aproximadamente a los 14°S (Velásquez, 1992), está posiblemente relacionado con los pequeños *Artibeus* de Mesoamérica (Marques, 1993; Patterson *et al.*, 1992).

En la Vertiente Occidental del Perú la precipitación se correlaciona negativamente con la latitud, y positivamente con la elevación (Valencia, 1992). Esta tendencia continúa en el norte de Chile (Marquet, 1994). Koopman (1978) argumentó que la diversidad de murciélagos disminuía hacia el sur debido a esta gradiente, desde 40 especies en el norte del Perú hasta 6 al norte de Chile, indicando que 18 especies son propiamente de la región árida (Koopman, 1982). Colectas recientes en el sur del Perú indican que por lo menos 12 especies de murciélagos se conocen en Arequipa (H. Zeballos, V. Pacheco y E. Baraybar, obs. pers.) sugiriendo que el decrecimiento de especies no es tan marcado y que se debería en gran parte a las escasas colectas.

La distribución de mamíferos en la Vertiente Occidental a lo largo de una gradiente altitudinal, no está aún documentada. A la latitud de Lima existen aproximadamente 18 especies de murciélagos (Koopman, 1978; V. Pacheco, obs. pers.), de las cuales 17 se pueden encontrar a menos de los 1,000 msnm de elevación, disminuyendo a sólo cinco especies a los 3,000 msnm. Esta correlación negativa con elevación es también encontrada en la Vertiente Oriental (Graham, 1983; Patterson *et al.*, 1996), y parece ser la norma en los murciélagos. Estos patrones pueden ser distintos en otros grupos. Por ejemplo, la diversidad de roedores en la Vertiente Occidental se encuentra positivamente correlacionada con la altitud y la cobertura vegetal (Marquet, 1994; Pearson y Pearson, 1978).

Los ríos ejercen una marcada influencia como barreras en la distribución de pequeños mamíferos, especialmente roedores. Por ejemplo, *Phyllotis definitus* se halla al sur del Río Santa; *P. darwini* no se encuentra al norte del Río Rímac; y varias

otras especies de roedores no se distribuyen al norte del Río Tambo o Acarí (Pearson, 1982). En el caso de los carnívoros, *Pseudalopex sechurae* llega hasta Lima, siendo reemplazado más al sur, en Arequipa, por *Pseudalopex griseus*, sin conocerse aún sus límites exactos, ni las eventuales zonas de simpatria.

En la Vertiente Occidental Norte, donde las precipitaciones son mayores, el patrón de distribución de murciélagos y roedores a lo largo de un gradiente altitudinal es, al parecer, similar al patrón de la Vertiente Oriental de los Andes, al menos en el bioma de bosques. Sin embargo, la existencia de una costa árida por debajo de los 1,000 msnm podría afectar la distribución de especies de un modo aún no documentado.

Los mamíferos de los valles secos interandinos son pobremente conocidos. Sus afinidades son más cercanas con la Vertiente Occidental que con la región amazónica. Estos valles están separados de la Vertiente Occidental por los Andes. No existe ninguna barrera geográfica apreciable con la región amazónica, pero si es marcado el profundo contraste entre los valles secos y la región pluvial boscosa. Pearson (1982) notó que algunos roedores de la Vertiente Occidental (e.g., *Phyllotis amicus*, *P. andium*, *Akodon mollis*), miembros de su “grupo periandino”, se encontraban también en el profundo valle seco del alto Río Marañón. Igualmente, Koopman (1978) reportó 11 especies de murciélagos en su grupo “Amazonas árido” de las cuales cinco especies (*Lonchophylla hesperia*, *Platalina genovensium*, *Artibeus fraterculus*, *Amorphochilus schnablii* y *Mormopterus kalinowskii*), se comparten con la Vertiente Occidental y ninguna se comparte con exclusividad con la región amazónica. Este patrón reafirma que la Vertiente Occidental y los valles secos interandinos conforman una sola región. Sin embargo, poco se conoce para dilucidar si las poblaciones occidentales e interandinas de estas especies comparten un flujo genético o presentan algún grado de diferenciación. Patterson *et al.* (1992) encontraron que poblaciones de *Artibeus fraterculus*, a ambos lados, son poco diferenciables, sugiriendo que la especie es capaz de dispersarse a través de los pasos bajos de los Andes. Un resultado similar fue encontrado para *Sturnira erythromos*, especie encontrada en zonas más húmedas de ambos lados (Pacheco y Patterson, 1992). Estas conclusiones necesitan ser investigadas en otros grupos, especialmente roedores.

En la Puna, generalmente por encima de los 3,500 msnm, existe una variación clinal de precipitación creciente de oeste a este y de sur a norte (Pearson, 1982). La diversidad de mamíferos, especialmente roedores, es notable. En el altiplano sur, dentro de unos pocos cientos de metros, se han registrado hasta 18 especies, pertenecientes a 12 géneros (Pearson, 1982). En la Puna, el número de

especies de roedores aumenta de norte a sur, determinado mayormente por los patrones de distribución de los akodontinos y filotinos (Pearson, 1982; Reig, 1986) y de diversos ríos a lo largo de este gradiente, que han actuado como barrera hacia el norte (Pearson, 1982).

Para la Puna, tres grupos de roedores son reconocidos por Pearson (1982). Primero, el grupo del altiplano árido, restringido al sudoeste del Altiplano y al sur del Río Tambo, conformado por *Galenomys garleppi*, *Akodon albiventer*, *Eligmodontia typus*, *Abrocoma cinerea*, *Ctenomys opimus*, *Ctenomys leucodon* y *Ctenomys peruanus*. Segundo, el grupo del altiplano sur, restringido al sur del río Acarí, conformado por *Phyllotis osilae*, *Auliscomys sublimis*, *Auliscomys boliviensis*, *Chinchillula sabamae*, *Punomys lemminus*, “*Akodon*” *andinus* (véase Patton y Smith, 1992), *Bolomys amoenus* y *Galea musteloides*. Tercero, el grupo del altiplano de amplia distribución, restringido casi en su totalidad al altiplano, está integrado por *Auliscomys pictus*, *Calomys lepidus*, *Neotomys ebriosus*, *Akodon boliviensis* y *Chroeomys jelskii*.

Esta subdivisión ha sido en gran parte reforzada por Marquet (1994). Sin embargo, la comunidad de roedores de la puna húmeda, al nor-noreste del Lago Titicaca, es diferenciable del grupo altiplano sur de Pearson (1982), al sur-suroeste del lago (Pacheco y Patton, 1995). Este patrón coincide con la distinción de puna húmeda versus seca (Cabrera, 1968; Tosi, 1960; Troll, 1968).

El Páramo se encuentra al norte de la Depresión de Huancabamba, en las alturas del los Departamentos de Cajamarca y Piura, donde recientemente se ha encontrado una nueva especie de musaraña, *Cryptotis peruviansis* (Vivar *et al.*, 1997). Esta región es una de las más pobremente conocidas en el Perú, al menos en lo que respecta a mamíferos, pero marcadamente diferenciable de la Puna por su ausencia de roedores filotinos y predominancia de oryzomyinos-tomasominos (Reig, 1986), y por la existencia del paucituberculado *Caenolestes* y del insectívoro *Cryptotis*.

Los valles ubicados en la Vertiente Oriental de los Andes son excepcionalmente diversos. Sólo en la cuenca del Río Alto Madre de Dios y el Río Manu, en la Reserva de Biósfera del Manu, se encuentran, en un gradiente de elevación de 350 a 3,450 msnm, por lo menos 193 especies de mamíferos (Pacheco *et al.*, 1993; Patterson, *et al.*, 1996), siendo probablemente la reserva biológica más diversa en el mundo. De estas, no menos de 72 especies se distribuyen arriba de los 1,000 msnm de elevación. Faltan estudios comparables al de Manu en el centro y norte del Perú, los cuales indicarían si la riqueza del Manu es particular o es un patrón común a la Vertiente Oriental. Por ejemplo, una breve expedición en la selva baja (< 1,000

msnm) del Parque Nacional Yanachaga Chemillén, Pasco, en el Perú central, produjo una lista de 85 especies (Pacheco *et al.*, 1994).

Según Hershkovitz (1972), el número de especies en la Vertiente Oriental tiende a disminuir de norte a sur, pero no es un patrón bien documentado. Primero es necesaria una revisión sistemática especialmente de roedores, incluyendo patrones de distribución relacionados con modos de especiación, como los realizados por Patton y colaboradores (Patton y Smith, 1992; Patton *et al.*, 1990).

En la Vertiente Oriental, la distribución de los pequeños mamíferos parece ser afectada o limitada por los ríos, principalmente el Marañón, Huallaga, Apurímac y Urubamba. Por ejemplo, *Lestoros inca* es conocido sólo al sur del Río Urubamba, en los bosques montanos del sureste del Perú (Gardner, 1993b) y el norte de Bolivia (Anderson, 1997), y sus parientes más cercanos del género *Caenolestes* sólo se conocen al norte del Río Marañón (V. Pacheco, obs. pers.), sin ningún registro en la franja de más de seis grados de latitud que los separa. Altitudinalmente, los roedores sigmodontinos se agrupan en dos zonas de distribución, a lo largo de las pendientes. Un grupo coincide principalmente con los bosques enanos y nublados (1,800 a 3,500 msnm) y el segundo corresponde al bosque montano (800 a 1,800 msnm; Cadle y Patton, 1988). Colectas recientes realizadas en la zona intermedia, indican que la zona de reemplazo se encuentra alrededor de los 2,200 msnm (Pacheco *et al.*, 1993).

La diversidad de murciélagos en la Vertiente Oriental decrece monotónicamente con la elevación (Graham, 1983; Patterson *et al.*, 1996). Estos últimos autores demostraron también que el rango de elevación de las especies generalmente aumenta con la elevación, apoyando la regla de Stevens (Stevens, 1992). Igualmente, concluyen que la fauna de murciélagos montanos, a lo largo de la gradiente elevacional, son filtros anidados de la fauna más diversa de bajas elevaciones.

En la Llanura Amazónica, la diversidad de mamíferos es increíblemente alta; pocos lugares han sido exhaustivamente inventariados, y aún éstos están lejos de alcanzar la diversidad de 200 especies simpátricas estimada por Voss y Emmons (1996). Estos autores incluyeron tres localidades en sus recientes análisis de diversidad de bosques neotropicales: Balta, Cocha Cashu-Pakitzta y Cuzco Amazónico; las tres en el sureste del Perú, y probablemente representantes de una sola región homogénea. Cocha Cashu-Pakitzta, con 139 especies, es la localidad con más alta diversidad. Unas 110 especies de las 130 presentes en Balta, y 94 de las 103 especies del Cuzco Amazónico son compartidas con Cocha Cashu-Pakitzta (Apéndices 9, 10 y 11 en Voss y Emmons, 1996). Comparaciones con listas de especies actualizadas

parecen reforzar el escenario de una fuerte homogeneidad faunística en la Llanura Amazónica del Perú, al menos a la escala de Amazonía Occidental usada en Voss y Emmons (1996). Por ejemplo, Hutterer *et al.* (1995) calcularon un 66.4% de similitud (82 de 110 especies compartidas) entre Panguana (Río Yuyapichis, Ucayali, centro del Perú) y Cocha Cashu-Pakitza. Patton (1997) listó 84 especies para Huampami, (en la confluencia de los ríos Cenepa y Comainas, Amazonas, norte del Perú), de las cuales no menos de 78 son compartidas con Cocha Cashu o Balta. Wilson *et al.* (1996) también encontraron una similitud significativa en las faunas de murciélagos de seis localidades amazónicas. Inventarios más completos y mejor resolución sistemática son necesarios para elucidar posibles subdivisiones regionales. Por otro lado, hay evidencias de que la distribución de algunos mamíferos terrestres coincide con la presencia de grandes ríos, los cuales pueden estar actuando como barreras geográficas. Por ejemplo, *Scolomys ucayalensis* y *Callicebus cupreus cupreus* sólo se encuentran al este del Río Ucayali (Pacheco, 1991; Hershkovitz, 1990); *Aotus nancymae* al sur del Río Amazonas (Hershkovitz, 1983), y *Cacajao calvus ucayalii* al sur del Río Amazonas entre los ríos Ucayali y Yavarí (Hershkovitz, 1987b).

Las Estaciones Biológicas Pakitza y Cocha Cashu, en la Reserva de la Biósfera del Manu, son extremadamente diversas, comprendiendo al menos 79 especies de mamíferos no voladores (Pacheco y Vivar, 1996; Voss y Emmons, 1996), superando al inventario del Alto Río Marañón (71 especies, Patton *et al.*, 1982); y de Cuzco Amazónico (59 especies), Isla de Barro Colorado (49 especies) y La Selva (52 especies), según estimados recientes (Voss y Emmons, 1996). Pakitza y Cocha Cashu conforman, sin duda, la región de más alta diversidad de especies de mamíferos en la Llanura Amazónica y probablemente en el mundo. La explicación de esta alta diversidad parece estar relacionada al mejor estado de conservación de los bosques surorientales. Existen inventarios parciales o en proceso en el centro y norte de Perú, que aún no equivalen en esfuerzo a los arriba mencionados, por lo que no es posible realizar más comparaciones.

Las Pampas del Heath son un singular hábitat de sabanas inundadas, que se encuentra en el Río Heath, al sureste del Perú en la frontera con Bolivia. Aunque de área reducida, se resalta su importancia biótica por ser parte de una cadena de pampas que se extienden a través de Bolivia y Brasil. Emmons *et al.* (1994) documentaron 74 especies para la región.

El Perú no es diverso en islas oceánicas y el clima de su costa es generalmente árido debido a la Corriente de Humboldt y a la ausencia de precipitación proveniente de la selva húmeda (e.g., sombra de lluvia). Las pocas islas existentes son frecuentadas por lobos marinos (*Arctocephalus*,

Otaria), gatos marinos (*Lontra*) y murciélagos vampiros (*Desmodus*). Sin embargo, no se ha realizado ninguna expedición formal para evaluar su fauna mastozoológica. Los hábitats insulares tampoco han sido investigados sistemáticamente. Por ejemplo, las Lomas, islas de colinas regadas por neblinas de invierno y hábitat del endémico *Melanomys zunigae* (Sanborn, 1949), se encuentran a lo largo de la Costa del Perú y norte de Chile y son un excelente ecosistema para estudiar aspectos de ecología y evolución insular. Otros sistemas insulares de gran interés aún por estudiar, son las islas de punas altas sobre los 4,500 msnm, islas de bosques montanos, islas de bosques andinos de *Pohlylepis* e islas áridas de valles interandinos.

CONSERVACIÓN

Para conocer el estado de conservación de las especies de un país, es básico saber primero qué especies han sido registradas en su territorio. Aunque esta afirmación es aparentemente obvia, pocos países en Latinoamérica tienen listas recientes de sus mamíferos. Para el Perú, recientemente se ha preparado una lista anotada de 460 especies (Pacheco *et al.*, 1995). Adicionalmente, son necesarios datos de las densidades poblacionales de las especies para evaluar su estado de conservación. Sin embargo, en el Perú estos datos no existen para la mayoría de las especies. Aún con estas limitaciones, es imperativo proponer una lista de las especies con su respectivo estado de conservación. Por esta razón, se propone una lista de especies amenazadas, realizada con base en: 1) Grimwood (1969) y Emmons y Feer (1990, 1997); 2) una vasta literatura especializada; 3) listas oficiales actuales de la UICN, CITES y la legislación peruana, compiladas en Pulido (1991) y 4) la experiencia personal obtenida en numerosas expediciones en el territorio peruano (cuadro 3). Se espera que esta propuesta sirva como una herramienta de trabajo, sujeta a continua revisión y un punto de partida para el estudio de las especies incluídas.

En general, la legislación actual no protege a ninguna especie endémica, a menos que sea un animal grande o vistoso, mostrando un sesgo por las especies de mayor tamaño o por algunos taxa. Una señal de este prejuicio es que, en la lista oficial de especies en peligro de extinción, la única especie endémica que aparece es *Lagothrix flavicauda* y que la mayoría de especies protegidas son de muy amplia distribución. Esto indicaría, además, que se protege preferentemente a poblaciones selectas en lugar de especies. Una política racional de protección debe dar prioridad a las especies endémicas, especialmente a las que están en peligro de extinción.

Cuadro 3. Mamíferos del Perú clasificados como en peligro de extinción, vulnerables, raras o frágiles e indeterminadas. Un asterisco indica que la especie se encuentra incluida en la lista oficial del Ministerio de Agricultura, en la misma categoría aquí propuesta (Resolución Ministerial N° 01082-90-AG/DGFF, 14 septiembre 1990).

EN PELIGRO DE EXTINCIÓN

PRIMATES

*Alouatta palliata**
*Ateles belzebuth**
*Ateles paniscus**
*Cacajao calvus**
*Lagothrix flavicauda**
*Lagothrix lagotricha**

CARNIVORA

Oreailurus jacobita
*Lontra felina**
*Lontra longicaudis**
*Pteronura brasiliensis**

SIRENIA

Trichechus inunguis

PERISSODACTYLA

Tapirus pinchaque

ARTIODACTYLA

Lama guanicoe

RODENTIA

Melanomys zunicae

VULNERABLES

EDENTATA

*Myrmecophaga tridactyla**
Tamandua mexicana
Dasybus pilosus
*Prionomys maximus**

CHIROPTERA

Platalina genovensium
Sturnira nana
Amorhynchus schnablii

RODENTIA

Tomomys rarus
Mormopterus phrudus
Dinomys branickii

Dasyprocta kalinowskii

PRIMATES

*Alouatta seniculus**
*Cebus albifrons**
*Cebus apella**

CARNIVORA

*Chrysocyon brachyurus**
*Tremarctos ornatus**
*Oncifelis colocolo**
*Panthera onca**
*Arctocephalus australis**

Cuadro 3. Continuación...

ARTIODACTYLA

Lama (= *Vicugna*) *vicugna***Blastocerus* *dichotomus***Hippocamelus* *antisensis***Pudu* *mephistophiles**Tapirus* *terrestris*

RARAS

DIDELPHIMORPHIA

Thylamys *elegans***Pithecia* *irrorata**Pithecia* *monachus*

PAUCITUBERCULATA

Lestoros *inca*

CARNIVORA

Atelocynus *microtis**Speothos* *venaticus***Procyon* *cancrivorus***Otaria* *byronia*

EDENTATA

Cyclopes *didactylus**Tamandua* *tetradactyla*

CETACEA

Lagenorhynchus *obscurus**Phocoena* *spinipinnis*

PRIMATES

Cebuella *pygmaea**Saguinus* *fuscicollis**Saguinus* *imperator**Saguinus* *labiatus**Saguinus* *mystax**Saguinus* *nigricollis**Callimico* *goeldii***Aotus* *azarae**Aotus* *miconax**Aotus* *nancymae**Aotus* *nigriceps**Aotus* *vociferans**Callicebus* *brunneus**Callicebus* *caligatus**Callicebus* *cupreus**Callicebus* *oenanthe**Callicebus* *torquatus**Pithecia* *aequatorialis*

ARTIODACTYLA

Mazama *rufina*

RODENTIA

Sciurus *pyrrhinus**Sciurus* *sanborni**Sciurus* *stramineus**Thomasomys* *incanus**Thomasomys* *kalinowskii**Thomasomys* *notatus**Thomasomys* *rosalinda**Thomasomys* *taczanowskii*

PAUCITUBERCULATA

Caenolestes *caniventer*

Cuadro 3. Continuación...

SITUACIÓN INDETERMINADA

DIDELPHIMORPHIA

*Chironectes minimus***Leopardus wiedii***Herpailurus yagouaroundi**

EDENTATA

*Dasybus kappleri**Dasybus novemcinctus*

ARTIODACTYLA

*Mazama gouazoubira***Odocoileus virginianus**Tayassu pecari**Tayassu tajacu*

CARNIVORA

*Cerdocyon thous**Bassaricyon alleni***Potos flavus***Galictis cuja***Mustela africana***Leopardus pardalis***Leopardus tigrinus**

RODENTIA

*Hydrochaeris hydrochaeris**Agouti paca**Agouti taczanowskii**Lagidium peruanum*

La clasificación que se usa a continuación está basada en las categorías de especies amenazadas propuestas por la UICN (Baillie y Groombridge, 1996), que incluye, entre otras, las categorías extinta, en peligro de extinción, vulnerable, rara, indeterminada e insuficientemente conocida. En este trabajo se ha procurado establecer una clasificación que refleje un grado decreciente de amenaza o vulnerabilidad de la especie. Especie extinta es aquella de la que no hay evidencia de su presencia en los últimos 50 años. Especie en peligro de extinción es aquella cuya población y/o su hábitat ha sido drásticamente reducido y cuya sobrevivencia es improbable de continuar los factores causales. Especie vulnerable es aquella cuya población se está sobreexplotando, cuyo hábitat se está deteriorando o que está amenazada por diversos factores, en un grado tal que podrían llevarla a estar en peligro; algunas especies cuyas poblaciones se están recuperando también podrían considerarse vulnerables. Se considera especie rara o frágil a aquella que no está ni en peligro de extinción ni es vulnerable, pero de la cual hay evidencias de que su situación podría deteriorarse y pasar a situación

vulnerable. Finalmente, especie indeterminada es usada aquí para indicar aquella que no está en ninguna de las categorías anteriores, pero que podría considerarse frágil. En algunos casos sus poblaciones son aparentemente numerosas, e incluso, podrían no estar en la lista de especies amenazadas, pero es recomendable el estudio para determinar su situación. Recientemente, la UICN ha adoptado una clasificación con otras categorías.

Especies extintas

Chinchilla brevicaudata: Desapareció del Perú en estado silvestre debido a la caza furtiva indiscriminada. Habitaba los pajonales altoandinos y roqueros del sur de Perú (Cabrera y Yepes, 1940). No hay pruebas confirmadas de su presencia en ninguna parte del territorio peruano, probablemente desde los años 40; sin embargo, aún es considerada por algunos como en peligro de extinción (Pulido, 1991). Su estado de conservación en países vecinos, Chile y Bolivia, también es crítico. En Chile se le considera en peligro de extinción.

Especies en peligro de extinción

Alouatta palliata: El mono coto de Tumbes es conocido en el Perú sólo en el Bosque Nacional de Tumbes. Su población ha sido drásticamente mermada, principalmente por la caza furtiva y por la destrucción del hábitat (Pulido y Yockteng, 1986). Está protegido en el Bosque Nacional de Tumbes desde 1957.

Ateles belzebuth: Su rango de distribución es aún impreciso; se conoce en el Perú al norte de los ríos Marañón y Amazonas (Emmons y Feer, 1990), en el bajo Río Ucayali hasta los 7°S y en las selvas altas de las provincias de Lamas y Moyobamba, San Martín (Grimwood, 1969; Macedo-Ruíz y Mittermeier, 1979). Se encuentra protegido en el Parque Nacional Río Abiseo y probablemente en la Reserva Nacional Pacaya-Samiria.

Ateles paniscus: Su rango de distribución es impreciso. Está distribuido en selva baja y al pie de la selva alta, en la región sur de la selva amazónica. Conocido desde los 7°20'S en Loreto y la provincia de Mariscal Cáceres en San Martín hasta la provincia de Tambopata en Madre de Dios (Grimwood, 1969). Al igual que sus congéneres, es altamente apreciado por la cacería furtiva, desapareciendo rápidamente donde entran en contacto con la civilización. Está protegido en el Parque

Nacional Río Abiseo, Yanachaga-Chemillén, Manu y Reserva Nacional Pacaya-Samiria (Pulido, 1991).

Cacajao calvus: El huapo colorado se distribuye sólo en la Llanura Amazónica, al norte del Río Amazonas, en las cuencas de los ríos Putumayo y Napo y al sur del Río Amazonas, entre los ríos Yavarí y Ucayali, hasta aproximadamente los 7° S (Grimwood, 1969; Aquino, 1990). Está seriamente amenazado en toda su extensión por la cacería furtiva. Está incluido en el Apéndice I de CITES y amparado por la legislación peruana, pero no se encuentra protegido en ninguna unidad de conservación.

Lagothrix flavicauda: El mono choro de cola amarilla fue considerado extinto, hasta su famoso redescubrimiento en 1974 (Macedo-Ruíz y Mittermeier, 1979; Fig. 3). Se distribuye en la selva alta de los Departamentos de Amazonas y San Martín, aproximadamente entre los 1,800 y 2,500 m (Emmons y Feer, 1990). Está seriamente amenazado por la cacería ilegal y la destrucción de su hábitat (Leo, 1980; Graves y O'Neill, 1980). Está incluido en el Apéndice I de CITES y amparado por la legislación peruana, y se encuentra protegido en el Parque Nacional Río Abiseo.

Lagothrix lagotricha: Es una especie altamente apreciada y buscada, que prácticamente desaparece donde hay presencia humana debido a la cacería de supervivencia y comercial. Se encuentra ampliamente distribuida en selva baja y selva alta, hasta 2,200 msnm (Emmons y Feer, 1990; Pacheco *et al.*, 1993). Según Fooden (1963) tres subespecies estarían presentes en el Perú; de ellas, *L. l. poeppigii* está protegida en el Parque Nacional Río Abiseo y la Reserva Nacional Pacaya Samiria, y *L. l. cana* protegida en el Parque Nacional Manu. Sin embargo, *L. l. lagotricha*, distribuida en la margen izquierda del Río Napo, no se halla protegida en ninguna unidad de conservación.

Oreailurus jacobita: Es una especie de gato montés extremadamente rara, clasificada como rara por la legislación vigente. Aquí se propone como en peligro de extinción (Fig. 3). Es conocido en el Perú sólo por dos especímenes, uno de las Pampas de Junín, Junín (E. Vivar y V. Pacheco, obs. pers.) y el segundo de Arequipa (Pearson, 1957) y por avistamientos en la Hacienda Cala Cala, Puno y Canchis, Cuzco (Grimwood, 1969). No está protegido en ninguna unidad de conservación.



Figura 3. Mamíferos en peligro de extinción del Perú. Mono choro de cola amarilla (*Lagothrix flavicauda*; superior). Gato montés (*Oreailurus jacobita*; inferior) (Fotos: Heinz Plenge).

Lontra felina: El chungungo se distribuye en el Perú a lo largo del litoral de la costa desde los 9° N hasta la frontera sur con Chile (Majluf y Reyes, 1989), penetrando al continente a través de estuarios y ríos costeros (Hernández, 1960). Es cazado por su valiosa piel, carne y comercio artesanal. Está incluido en el Apéndice I de CITES y protegido en la Reserva Nacional de Paracas.

Lontra longicaudis: La subespecie *annectens*, del noroeste del Perú, se encuentra en el río Tumbes, y la subespecie *incanum*, en toda la selva baja y alta, pudiendo llegar hasta los 3,000 msnm. Sin embargo, por la intensa presión de caza debido a su apreciada piel, su distribución actual ha sido severamente fragmentada. Entre 1960 y 1966 fueron cazados anualmente de 6,000 a 11,000 ejemplares (Grimwood, 1969). Actualmente está protegida por la legislación peruana y en importantes unidades de conservación (Pulido, 1991).

Pteronura brasiliensis: El lobo gigante de río es conocido en ríos de la Llanura Amazónica, pero es raro en muchas partes de su territorio (Emmons y Feer, 1990). Sus poblaciones han sido reducidas por la presión de caza comercial (Grimwood, 1969) y por la alteración de su hábitat, debido a la contaminación de los ríos y deforestación (Brecht, 1985). Está protegido en los Parques Nacionales Manu y Yanachaga-Chemillén, y en la Reserva Nacional Pacaya-Samiria.

Trichechus inunguis: El manatí se encuentra en la Llanura Amazónica, en las cuencas de los ríos Napo, Putumayo, Pacaya, Samiria, Amazonas y en el Marañón, al este de la confluencia con el Río Pastaza. Esta especie ha sido severamente cazada por su carne, aceite y cuero. Se encuentra incluida en el Apéndice I de CITES y está protegida en la Reserva Nacional Pacaya-Samiria.

Tapirus pinchaque: El anta se restringe en el Perú al páramo, en las Provincias de Ayabaca y Huancabamba en Piura y Jaén en Cajamarca. Se ha calculado que su población no supera los 200 ejemplares (Grimwood, 1969), pero no hay estimaciones recientes. Se encuentra en peligro, especialmente por la rápida alteración de su hábitat. Está protegido en el Santuario Nacional Tabaconas-Namballe y el Parque Nacional de Cutervo (Pulido, 1991).

Lama guanicoe: El guanaco se distribuye en el Perú, desde La Libertad, 8° 30' S, hasta la frontera sur en Arequipa y Moquegua (Hoces, 1992). Era una especie común (Grimwood, 1969), pero el último censo nacional sólo reportó

1,347 ejemplares (Hoces, 1992). Se encuentra seriamente amenazada por la cacería furtiva y por el incremento de la ganadería local (Pulido, 1991). Está protegido en las Reservas Nacionales de Calipuy, Pampa Galeras y Salinas y Aguada Blanca.

Melanomys zunigae: El ratón de las Lomas está seriamente amenazado por la acelerada expansión urbana de la ciudad de Lima; sin embargo, nunca antes se le había incluido en alguna lista de conservación. Es conocido con certeza sólo de las Lomas de Atocongo, la localidad típica y San Jerónimo, Lima (Sanborn, 1949), hoy rodeadas de asentamientos humanos. Reportado en las Lomas de Lachay (Williams, 1990), a 105 km al norte de Lima, pero no existen especímenes que confirmen el registro. Actualmente no se encuentra protegido en ninguna unidad de conservación.

Especies vulnerables, raras o frágiles e indeterminadas

Las especies vulnerables, frágiles e indeterminadas propuestas se listan en el cuadro 3, y son tratadas por órdenes.

Didelfimorfos y Paucituberculados: Comúnmente conocidos como marsupiales. En general, no están directamente amenazados por el hombre, sino más bien por la destrucción de sus hábitats, especialmente montanos. Incluye el género *Lestoros*, considerado frágil, el cual es aparentemente común, pero su hábitat está siendo perturbado.

Edentados: *Myrmecophaga tridactyla* y *Priodontes maximus* son dos especies grandes que sus poblaciones disminuyen o desaparecen rápidamente donde hay presencia humana. *Tamandua mexicana*, al igual que otros mamíferos del Bosque de Tumbes, son afectados por la rápida destrucción de su hábitat. *Dasybus pilosus* es un endémico muy poco conocido, aún en colecciones científicas, cuyo hábitat en los bosques montanos está siendo rápidamente deforestado. *Cyclopes didactylus* y *Tamandua tetradactyla* han sido considerados como especies vulnerables (Pulido, 1991), pero aquí son propuestos como especies frágiles. Los armadillos (*Dasybus* spp) deben ser considerados indeterminados, hasta que el efecto de la cacería sea evaluado.

Insectívoros: Sólo *Cryptotis peruviansis* ha sido registrado en el páramo norte del Perú (Vivar *et al.*, 1997). No se conoce de su estado de conservación. Los hábitats donde

ha sido encontrado están siendo alterados rápidamente y no están incluidos en ninguna unidad de conservación.

Quirópteros: Las especies de murciélagos han sido prácticamente ignoradas en las listas de conservación (Pulido, 1991). Los géneros propuestos aquí lo son principalmente por alteración de su hábitat. Los murciélagos *Platalina*, *Amorphochilus* y *Tomopeas* habitan cuevas y grietas fácilmente accesibles al hombre, quienes destruyen y/o queman a los murciélagos de su interior; en Lima, algunas cuevas, como las Cuevas de El Agustino, están rodeadas de viviendas. Estos tres géneros endémicos de la vertiente occidental no se encuentran en ninguna unidad de conservación.

Primates: Las especies mayores (e.g. *Ateles*, *Lagothrix*), son preferidas por los cazadores furtivos y son las primeras en desaparecer al entrar en contacto con el hombre, por lo que se les considera en peligro de extinción. Las especies pequeñas (*Saguinus*, *Cebuella*, *Aotus* y *Callicebus*), no son tan apreciadas; sin embargo, por la disminución de sus hábitats naturales y por la tendencia creciente de tenerlas como mascotas, son consideradas frágiles. Esta propuesta está soportada por estimaciones recientes de remoción de mamíferos por efecto de cacería de subsistencia y comercio y deforestación (Bodmer, 1995). Los frailecillos (*Saimiri boliviensis* y *Saimiri sciureus*) no están considerados en la lista de protección por ser abundantes, incluso cerca a caseríos (Dourojeanni, 1986).

Carnívoros: Se nota con preocupación una tendencia creciente a encontrar en los mercados locales y negocios artesanales pieles de tigrillo y otros gatos; asimismo billeteras, correas y abrigos hechos de sus pieles, por lo que se mantiene a varios felinos en situación indeterminada (cuadro 3). La venta de pieles de zorros y ejemplares vivos ofrecidos como mascotas es cada vez más común. Esto demuestra una grave relajación en el cumplimiento de las leyes que protegen a dichos animales. El oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) ha sido severamente cazado y su población mermada en todo su rango de distribución (Peyton, 1980). Su cacería furtiva continúa, especialmente en los Departamentos de Cuzco y Apurímac, por lo que se considera en situación vulnerable (Fig. 4). En relación a los pinnípedos, se mantiene al lobo fino (*Arctocephalus australis*) como vulnerable, pero el lobo chusco (*Otaria byronia*), considerado vulnerable por la legislación peruana,

aquí es considerado como especie frágil debido al incremento de su población (Majluf y Reyes, 1989).

Cetáceos: Los cetáceos pequeños, que incluyen a delfines y marsopas espinosas, son afectados por la pesquería artesanal e industrial, al ser capturados accidental o directamente con redes para tiburones y con arpón. En 1985, aproximadamente 10,000 animales fueron capturados en Perú para consumo humano (Read *et al.*, 1988). Las poblaciones de *Lagenorhynchus obscurus* y *Phocoena spinipinnis* son propuestas aquí como especies frágiles, debido a que no pueden tolerar una intensa presión de captura sin que sus poblaciones sufran una disminución apreciable. La captura y comercialización de estos pequeños cetáceos está legalmente prohibida, pero esta medida no es suficiente para protegerlos. La captura y comercialización de *Tursiops truncatus* y *Delphinus delphis* también es de preocupación. Es urgente una regulación efectiva de la pesca de pequeños cetáceos (Van Waerebeek y Reyes, 1990). Los delfines del río (*Inia geoffrensis* y *Sotalia fluviatilis*), propuestos en situación indeterminada (Pulido, 1991) no están incluidos aquí, debido a que aparentemente, no son capturados para consumo humano.

Perisodáctilos: El tapir (*Tapirus terrestris*) es largamente apreciado por su carne y es cazado en toda la Llanura Amazónica. Aunque aparentemente tolera una alta presión de caza, los estudios realizados en esta especie son escasos. Bodmer (1995) y Bodmer *et al.* (1997) demostraron que la cacería del tapir no es sostenible en Loreto, y que es una especie propensa a la extinción. En concordancia con estos resultados, y pendiente de evaluaciones adicionales, el tapir es considerado como especie vulnerable.

Artiodáctilos: La vicugna (*Vicugna vicugna*), prácticamente salvada de la extinción, es considerada en situación vulnerable, aunque algunas poblaciones han incrementado notablemente (e.g. Pampas Galeras, Ayacucho; Hoces, 1992). Es, probablemente, la especie nativa de mayor potencial económico para el país y podría manejarse de manera sostenida para el beneficio de las comunidades nativas locales y del país. Sin embargo, se carece de un plan de manejo racional que satisfaga a las partes involucradas, es decir, a las comunidades campesinas, al gobierno, a organismos de conservación y a la legislación internacional (CITES). Esta incertidumbre ha favorecido el incremento de la cacería furtiva, la cual hace que el destino de esta especie sea incierto.



Figura 4. El oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) es considerado vulnerable (Foto: Heinz Plenge).

Todos los ciervos y venados son cazados por su carne y piel. La rareza con que se encuentran individuos de *Blastocerus dichotomus*, *Hippocamelus antisensis*, *Mazama chunyi* y *Pudu mephistophiles*, indican el efecto de la cacería furtiva por lo que estas especies son consideradas vulnerables. *Mazama gouazoubira*, *Odocoileus virginianus* y los pecaríes *Tayassu*, son sujetos de fuerte presión de caza y, aunque son comunes en algunos lugares, son consideradas indeterminadas.

Mazama rufina fue ubicada como indeterminada en la lista actual de la legislación peruana, sin que su presencia fuera confirmada para el Perú, excepto por su posible ocurrencia en el área de Huancabamba, Piura (Grimwood, 1969). Recientemente, se conoció un ejemplar cautivo de la hacienda del Sr. G. del Solar, proveniente de las serranías de Olmos, Lambayeque (Fig. 5), lo que confirma su presencia en el país y amplía su distribución al sur de la Depresión de Huancabamba. Su estado de conservación es probablemente frágil, debido al deterioro de su hábitat.

Roedores: Los roedores han estado prácticamente ausentes de las listas oficiales de conservación (véase Pulido, 1991). Sin embargo, 15 especies son propuestas aquí por primera vez, una en vía de extinción, dos en situación vulnerable, ocho frágiles y cuatro indeterminadas. Estas especies son amenazadas principalmente por la continua deforestación y ocupación humana de sus hábitats. Adicionalmente, las ardillas *Sciurus stramineus* son frecuentemente capturadas para ser comercializadas como mascotas, con un impacto en su población desconocido. Las especies grandes y amazónicas como *Hydrochaeris hydrochaeris* y *Agouti paca*, tampoco figuraban en listas oficiales; sin embargo, la caza furtiva de ellas es tan alta que donde hay poblaciones humanas tienden a desaparecer rápidamente. *Lagidium peruanum* que es común en muchos lugares, es cazada por su carne y por deporte (Fig. 5). Mientras no se revise la sistemática y el estado de conservación de cada una de sus subespecies, su situación debe ser considerada indeterminada.

Causas de extinción

Sobreexplotación

El tráfico comercial de especies de mamíferos, especialmente por su piel, ha sido uno de los principales agentes promotores de extinción. Muchas especies estuvieron y otras aún lo están, en peligro de extinción. El caso más notable es, probablemente, la vicugna (*Vicugna vicugna*). Esta especie altoandina, altamente apreciada por su fina fibra, fue diezmada y casi exterminada. De los centenares de miles que existían en tiempos incaicos, en 1965 sólo quedaban en Perú menos de 6,000 individuos, concentrados en Pampa Galeras, Ayacucho (Grimwood, 1969). Aunque actualmente las poblaciones de vicuña se han recuperado, el incremento reciente de la cacería furtiva es de suma preocupación. El lobo fino (*Arctocephalus australis*) fue también buscado por su fina piel. En 1966 sólo existían entre 4,000 y 5,000 ejemplares en todo el Perú (Grimwood, 1969). La chinchilla (*Chinchilla brevicaudata*) está, sin duda, extinguida en el país, como resultado de la cacería furtiva. *Pteronura brasiliensis* y otras nutrias sufrieron también persecución por su piel. Actualmente, estas especies se encuentran legalmente protegidas y su cacería ha disminuído notoriamente.

La caza de subsistencia ha provocado que muchas especies de “carne de monte” hayan reducido sus poblaciones drásticamente. El incremento no planificado de las colonizaciones, acarrea mayor demanda de alimentos y un mayor impacto de caza sobre la fauna silvestre. Incluso en comunidades nativas el empobrecimiento de fauna está más relacionado al tamaño del grupo poblacional



Figura 5. *Mazama rufina* proveniente de las Serranías de Olmos, Perú, está considerada como frágil (superior). La vizcacha (*Lagidium peruanum*), endémica del Perú, está considerada en situación indeterminada (inferior; Fotos: Heinz Plenge).

que a la intensidad misma de caza por consumidor (Alvard, 1995). Bodmer *et al.* (1997) muestran que especies con individuos de vida larga, bajas tasas de incremento y largo tiempo generacional son mayormente propensas a la extinción.

El uso de cebos envenenados no es una práctica extendida. Se usa, por ejemplo, para controlar las poblaciones andinas de *Pseudalopex culpaeus* en cooperativas ovinas. Sin embargo, al ser venenos no selectivos, otras especies como el puma (*Puma concolor*), felinos pequeños (*Oncifelis colocolo* y *Oreailurus jacobita*) y el cóndor (*Vultur gryphus*) pueden ser afectadas. El impacto de esta práctica es desconocido.

Perturbación del hábitat

La perturbación y destrucción del hábitat es la principal amenaza actual de las especies. Esto se debe al incremento desordenado de la población humana y al uso de los recursos de espacio, alimentos, vivienda y salud que ello genera. Los bosques amazónicos en el Perú son aún vastos, pero la tasa de deforestación anual de 300,000 ha/año y un incremento anual del 3% es preocupante (Pulido, 1991). En el noroeste, el bosque se retrae 20,000 ha anualmente. En los bosques montanos de la Vertiente Oriental, donde se encuentran el 61% de los mamíferos endémicos, se ralea el bosque sin control, aún en los bordes y/o interior de Parques Nacionales tan importantes como el Manu y el Yanachaga-Chemillén.

La colonización de la selva peruana data de varias décadas, con fuerte impacto especialmente en la selva central. Todas las colonizaciones comenzaron con el propósito de dedicarse a actividades agropecuarias, para luego dedicarse a la explotación incontrolable de los bosques (Malleux, 1986). Como resultado, 4,500,000 ha de bosques naturales fueron deforestados con fines agrícolas en cinco décadas hacia 1972, incrementándose a 5,900,000 ha en 1982 (Dourojeanni, 1986). En 1979 se extirparon 254,400 ha de bosques, y se calcula que en el año 2000 la tasa anual se incrementará a 340,000 ha por año (Dourojeanni, 1986).

Perú posee un área de 128,521,500 ha, y se estima que en 1982, 75,600,000 ha eran bosques naturales (Dourojeanni, 1986). Se calcula que al año 2000, por efecto de la agricultura migratoria, ya se habrán deforestado alrededor de 11,042,000 ha de bosque amazónico (Dourojeanni, 1986).

La deforestación para cultivar coca está preocupando a académicos y autoridades. Para esta práctica se han aclarado aproximadamente 200,000 ha, sobre todo en la Vertiente Oriental, con un incremento anual del 15% (Cabieses, 1992). Adicionalmente, esta actividad produce una alta contaminación de los suelos y agua

por los productos químicos desechados después de convertir la coca en pasta básica de cocaína. Se calcula que para un área cultivada de 160,000 ha, son vertidas anualmente en los afluentes del Río Huallaga 52 millones de litros de kerosene, 32 millones de litros de ácido sulfúrico, 16,000 ton de cal viva y 6.5 millones de litros de acetona (T. Marcelo, in litt.). El impacto de estos agentes en la selva no está cuantificado, pero seguramente está causando la disminución de la diversidad biológica, especialmente en los cuerpos lóticos.

Contaminación

No hay preocupación estatal ni de las empresas explotadoras de evaluar la contaminación resultante de sus actividades. Las empresas petroleras talan bosques y vierten agua salada a los ríos y las empresas mineras de oro contaminan el agua y aire con mercurio. No menos de 1 g de mercurio es usado para obtener 1 g de oro (Veiga y Meech, 1995). Gutleb *et al.* (1997) calculan que 10,000 a 30,000 kg de mercurio son descargados anualmente en Madre de Dios, y alertan del riesgo de intoxicación a las poblaciones humanas y a la vida silvestre.

COMENTARIO FINAL

En el Perú, el Sistema de Unidades de Conservación involucra un área de 5,513,425 ha, es decir el 4.3% del territorio nacional, y protege un buen número de las regiones naturales y/o hipotéticos refugios Pleistocénicos (Lamas, 1979). Muchas especies están oficialmente protegidas en las unidades de conservación, pero en la práctica, cumplir las leyes que protegen a las especies es de difícil ejecución, debido a la escasez de recursos económicos y de personal calificado.

La conservación de las especies de mamíferos peruanos no es un problema aislado y refleja, más bien, la problemática en conservación para los otros grupos de fauna y flora. Si bien se sabe que la solución debe ser integral, protegiendo la mayor diversidad de hábitats posibles, donde puedan existir las especies de flora y fauna nativas, permitiendo simultáneamente un desarrollo de las poblaciones humanas involucradas, las organizaciones y personas directamente ligadas a este problema han trabajado aisladamente.

Las organizaciones no gubernamentales (ONG) aparecieron como la mejor alternativa a la complicada y lenta gestión de los organismos estatales (OG); sin embargo, son pocas las ONG que tienen un impacto significativo en la conservación. Aparentemente, la burocracia e infraestructura de muchas

ONG es considerable, lo que obliga a que un porcentaje significativo de los recursos de conservación sirva para mantener su administración, disminuyendo lo que corresponde a conservación *per se*. Generalmente las ONG se ubican en la capital y centran su acción en diversas áreas protegidas, lo que limita su identificación con la zonas rurales. Poblaciones cercanas a importantes parques y reservas frecuentemente ven éstas como limitantes a su desarrollo y no como parte del mismo. La concientización y apoyo de las poblaciones vecinas es imprescindible para su mantenimiento a futuro, pero justificadamente esas poblaciones esperan también una retribución inmediata. Las ONG y manejadores de las reservas deben ser sumamente ingeniosos para convencer con hechos del beneficio de contar con una unidad de conservación cercana. Irónicamente, si algunas unidades de conservación creadas o por crearse subsisten, lo son, en buena parte, gracias a lo inaccesible o lejano de su área. Otras, más accesibles al hombre, están siendo impactadas apreciablemente (e.g., Yanachaga-Chemillén, Lachay, Cutervo).

Por otra parte, en la Academia, muchos investigadores de universidades, institutos y museos, aún no logran conciencia de lo crucial que es su participación en el área de conservación al no buscar la proyección social de sus resultados, los que quedan mayormente a nivel técnico. Sin duda, nadie tiene mayor visión de la diversidad biológica que los sistemáticos, por el mismo hecho de ser la diversidad biológica el objetivo de su estudio; sin embargo, esta visión muchas veces no cruza las fronteras de su laboratorio o de revistas estrictamente científicas.

La solución a los problemas de conservación no está sólo en dictar leyes, ni en crear una efectiva administración burocrática de conservación, ni en inventariar al detalle la flora y fauna, sino en coordinar y compartir esfuerzos y recursos, reconocer la contribución e importancia de todas y cada una de las partes involucradas (e.g. OG, ONG, universidades y museos) y buscar soluciones integrales. Por ejemplo, es frecuente encontrar que en los planes de acción y proyectos de OG y ONG, no se incluya la participación de universidades y museos.

A pesar de los problemas se ha avanzado; se han creado y mejorado algunas unidades de conservación y existen mejores inventarios y datos ecológicos y comunitarios. Existe, sin embargo, mucho por hacer y no creo que los diversos ecosistemas, especialmente bosques y sus especies, deban esperar a que aprendamos a trabajar coordinadamente y a terminar de inventariar y conocer todas las especies; simplemente, no hay tiempo.

Una de las dimensiones al problema de la conservación que no se aborda debidamente, es la educación, para la creación de conciencia para la conservación. Educar a estudiantes, administradores, políticos, periodistas y al público es tarea vital. Educar aún con más dedicación en los ambientes rurales es imperativo (Mares, 1982) porque sus habitantes son los directos beneficiarios o perjudicados de un plan de conservación. Educar es sembrar y esperar una cosecha con efecto multiplicador. Organizaciones No Gubernamentales, que tengan a la educación ambiental como primera prioridad son urgentemente necesarias.

La participación del estado es crítica y urgente. Lamentablemente, el incremento de las ONG ha venido acompañado de un mayor o total abandono del estado en pro de la conservación. Mientras que ecologistas y científicos compiten por fondos foráneos, usualmente de decenas a cientos de miles de dólares, el estado gasta varios millones de dólares en obras de interés "social", inversión que a veces tiene más bien un fin efímero o es de insegura utilidad. La conservación de especies y sus ambientes y el desarrollo económico-social no son metas incompatibles. La dimensión del Estado hace que su papel sea crítico en la administración de los recursos, en la legislación pertinente a la conservación, en el futuro de las unidades de conservación en el sistemático estudio de la biota y acciones que sólo serán posibles con una efectiva participación del Estado.

Ninguna especie de mamífero en el Perú es conocida en detalle, excepto quizás por algunos datos modestos en primates y camélidos. No existen estudios y compilaciones de la biodiversidad de ninguno de los Departamentos; y por supuesto menos aún, estudios integrales de ninguno de los principales ecosistemas. Si el Estado promoviera y financiara la realización de tesis en cada una de las especies endémicas aquí propuestas, y de las especies amenazadas, en tan sólo cinco años sabríamos más de nuestra diversidad que lo acumulado en los últimos 50 años.

Algunas agencias extranjeras (e.g., USAID), equivocadamente mezclan también los proyectos de ciencia y conservación con ideologías políticas, al suspender programas técnico-científicos por el hecho de no estar un país en la lista blanca de países "democráticamente" agraciados. El Perú estuvo, en la década de los noventa, imposibilitado de acceder a estos fondos por casi tres años.

Necesitamos comprender mejor el papel de cada una de las partes involucradas en conservación. No se entiende aún el verdadero valor de los inventarios biológicos para documentar la biodiversidad. Existen organizaciones, fundaciones y aún algunos colegas que sinonimizan a los inventarios como

ciencia de muy baja calidad o, peor aún, como información innecesaria. Es también lamentable que son cada vez más las revistas científicas que no reciben inventarios para publicar. Igualmente, fundaciones y organizaciones internacionales (WWF, UICN, WCI y otras) no incluyen inventarios faunísticos en sus “prioridades de investigación”. Mientras que hay otras que priorizan tener poderosos “bancos de datos” (TNC-CDC) aislándose de apoyar las fuentes de información (museos y universidades), arriesgando así la calidad por la accesibilidad. Los verdaderos bancos de datos están en las colecciones científicas y datos asociados a ellas y no en los bytes de memoria. Sin embargo, son tan necesarios los inventarios, especialmente en los bosques tropicales, que aún en proyectos típicos de conservación, evaluación y monitoreo, o sofisticados como SIG (Sistema de Información Geográfica), sus miembros terminan colectando, porque encuentran especies diferentes a las que ellos esperaban.

Es por ello que al final o al inicio, directa o indirectamente, todos se acercan a solicitar información basada en inventarios. Muchas entidades y personas se basan en la falsa premisa de que ya conocemos nuestra diversidad; sin embargo, es más probable que nuestra diversidad de mamíferos esté más cerca al doble de lo que conocemos ahora.

Inventariar no es sólo listar especies, es muchas veces revisar grupos taxonómicos, corregir rangos de distribución, descubrir microhábitats específicos, dilucidar asociaciones o reemplazo de especies e indagar patrones biológicos diversos. Los inventarios no sólo son indispensables, sino son además económicos comparados a estudios bioquímicos y celulares, y a millonarios proyectos de conservación. No hay excusa para no propiciar los inventarios. Inventarios completos usualmente requieren de años de trabajo de campo; sin embargo, con fines de conservación los inventarios pueden ser también rápidos y precisos. Estos inventarios deberían ser indispensables en todo estudio de impacto ambiental, ahora por ley requerido en proyectos de inversión.

La inclusión de inventarios y buenos estudios sistemáticos basados ampliamente en colecciones científicas han permitido estimar que la diversidad de mamíferos para el Perú es no menor de 460 especies, casi cien especies más de lo que recientemente se creía; y, sin duda, aún se está lejos de un inventario total. Dificilmente podríamos hablar con propiedad de la conservación y de la diversidad biológica de un país si no sabemos qué organismos tenemos y dónde están distribuidos. Responder éstas, al parecer dos básicas interrogantes, constituye uno de los mayores retos para los biólogos jóvenes de esta era en un país tan extraordinariamente diverso como el Perú.

ABSTRACT

An analysis of the Peruvian mammalian fauna is presented. It focuses on aspects of history and current knowledge of mammalogy in the country, species diversity and endemisms, patterns of distributions, and conservation. The history of mammalogy in Peru is recent. The present number of Peruvians devoted to the study of mammals is approximately 20, and just ten years ago the total was probably only ten. Mr. Enrique Zúñiga is considered here as the first Peruvian biologist who begun to work with native mammals by 1941. The main collection of mammals in Peru is housed at Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, with about 20,000 specimens. There are other collections in the country, each of them with probably less than 500 specimens, but with a significant tendency to grow.

Peru has an extremely diverse mammalian fauna composed of 460 species, and it is one of the most diverse countries in the Neotropical Region; however, there is no thorough revision for all Peruvian mammals presently available. Bats and rodents are the most diverse orders representing a total of 304 species or 66% of the total fauna. Three genera and 49 species (10%) are endemic to the country. Endemic species are not equally distributed throughout the country; most of the endemics (30 species, 61%) are restricted to the eastern slope of the Andes, in montane forest habitats; seven endemic species (14%) occur in the coast and western slope of the Andes, mostly in desert habitats; and only five in lowland forests. At the genus level, the bats *Platalina* and *Tomopeas* are endemic to the western slope of the Andes and the puna mouse (*Punomys*) is endemic of the puna in southern Peru. A list of endemic species is herein included.

The Andes is the main topographic feature of Peru. The country is divided into six geographic regions based upon the Andes: the Coast, Western slope, Puna, Paramo, Eastern slope, and the Lowland Amazonian forests. A summary of patterns of mammal species distributions for each geographic region is presented.

Regarding conservation, the Peruvian legislation protects a short list of species, but virtually no endemic (unless large or charismatic) is protected. Herein, a classification of threatened animals is defined based on IUCN categories, and a list of 99 species in the categories of Endangered, Vulnerable, Rare, and Indeterminate is proposed. A brief conservation account is provided for each species of Endangered status, and for each taxonomic order of the other categories. The main cause that might drive most of the species to extinction is the perturbation of habitats, due to deforestation, settlements, and coca plantations. However large mammals are more affected by hunting.

The conservation of mammalian species and their environments require that the Government Organizations (GO), Non-Governmental Organizations (NGO), Universities and Museums value the role of each of the institutions involved in the problem, and learn to coordinate resources and efforts. The role of education in conservation is critical, and much significant progress must be accomplished in this regard, at all levels,

from campesinos to political leaders. NGO's work in education is still incipient, and a major commitment is needed. Here, a more significant participation on the part of the Government is requested. Finally, the role of systematic surveys, museums and scientific collections are clearly stated and their importance in conservation is demonstrated.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo y contribución de los demás miembros del Departamento de Mastozoología, a quienes va mi profundo agradecimiento. Se agradece también al Dr. Pedro Aguilar por facilitar información concerniente a la historia de la mastozoología, al Sr. Heinz Plenge por las fotografías generosamente ofrecidas y a Mariza Ocrospoma por su ayuda en la elaboración de los mapas aquí incluidos.

LITERATURA CITADA

- Albuja, L. 1991. Mamíferos. *Politécnica (Quito), Serie Biología*, 16: 163-203.
- Alvard, M. 1995. Shotguns and sustainable hunting in the neotropics. *Oryx*, 29:58-66.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 231:1-652.
- Aquino, R. 1990. Reconocimiento preliminar de poblaciones de *Cacajao canus* "huapo rojo" (Cebidae, Primates) en el Oriente peruano. Pp. 318-324, en: *La Primatología en el Perú*. Investigaciones Primatológicas (1973-1985)(N. Castro-Rodríguez, ed.). Dirección General Forestal y Fauna-Loreto, Instituto Nacional de Salud, Instituto de Investigación de la Amazonía Peruana, Instituto Veterinario de Investigaciones Tropicales y Altura, Organización Panamericana de la Salud, Lima.
- Aquino, R. y F. Encarnación. 1988. Population densities and geographic distribution of *Aotus nancymai* and *Aotus vociferans* (Cebidae: Primates) in Northeastern Peru. *American Journal of Primatology*, 14:375-385.
- Arana-Cardó, R. y C.F. Ascorra. 1990. Pequeños roedores presentes en ambientes rurales del Departamento de Lima, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, (A), 34:1-7.
- Ascorra, C.F., D.E. Wilson y M. Romo. 1991. Lista anotada de los quirópteros del Parque Nacional Manu, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, (A), 42:1-14.
- Ascorra, C.F., D.L. Gorchov y F. Cornejo. 1993. The bats from Jenaro Herrera, Loreto, Perú. *Mammalia*, 57:533-552.
- Baillie, J. y B. Groombridge. 1996. *1996 IUCN Red list of threatened animals*. IUCN, Gland, Suiza.

- Bodmer, R.E. 1995. Priorities for the conservation of mammals in the Peruvian Amazon. *Oryx*, 29:23-28.
- Bodmer, R.E., J.F. Eisenberg y K.H. Redford. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11:460-466.
- Brack, A. 1974. Los vertebrados de las lomas costeras de Perú. *Anales Científicos de la Universidad Nacional Agraria*, 12:85-92.
- Brack, A. 1986. *Gran geografía de Perú, naturaleza y hombre, la fauna*. Vol. 30, Ed. Manfer-Juan Mejía Baca, Barcelona.
- Brack-Egg, E. 1986. Las ecorregiones del Perú. *Boletín de Lima*, 44:57-70.
- Brecht, M. 1985. *Lobo grande de río*. Reporte Manu (M.A. Ríos, ed.). Centro de Datos para la Conservación, Universidad Nacional Agraria, La Molina, Lima.
- Cabienes, F. 1992. *La coca ¿Dilema trágico?* ENACO S.A., Lima.
- Cabrera, A. 1957. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. I. (Metatheria, Unguiculata, Carnivora). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas, 4:1-307.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. II (Sirenia-Perissodactyla-Artiodactyla-Lagomorpha-Rodentia-Cetacea). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 4:309-732.
- Cabrera, A. y J. Yepes. 1940. *Mamíferos Sudamericanos (vida, costumbres y descripción)*. Historia Natural Ediar, Compañía Argentina de Editores, Buenos Aires.
- Cabrera, A.L. 1968. Ecología vegetal de la Puna. Pp. 91-116, en: *Geo-ecology of the mountainous regions of the Tropical Americas* (C. Troll, ed.). Ferd Dümmerls Verlag, Bonn.
- Cadle, J.E. y J.L. Patton. 1988. Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the eastern Andean slope of southern Peru. Pp. 225-244, en: *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns* (P.E. Vanzolini y W.R. Heyer, eds.). Academia Brasileira de Ciências, Río de Janeiro.
- Cano, A. y N. Valencia. 1992. Composición florística de los bosques nublados secos de la Vertiente Occidental de los Andes peruanos. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 21:171-180.
- Castro-Rodríguez, N. (ed.) 1990. *La Primatología en el Perú*. Investigaciones Primatológicas (1973-1985). Dirección General Forestal y Fauna-Loreto, Instituto Nacional de Salud, Instituto de Investigación de la Amazonía Peruana, Instituto Veterinario de Investigaciones Tropicales y Altura, Organización Panamericana de Salud, Lima.
- Ceballos-Bendezú, I. 1955. *Contribución al conocimiento de los Quirópteros del Cuzco (alrededores de la ciudad)*. Editorial Universidad Nacional del Cuzco, Cuzco.
- Dourojeanni, M.J. 1986. *Gran geografía del Perú. Recursos naturales, desarrollo y conservación en el Perú*. Vol. 4. Ed. Manfer-Juan Mejía Baca, Barcelona.
- Emmons, L.H. y F. Feer. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

- Emmons, L.H. y F. Feer. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. Segunda Edición. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Emmons, L.H., C. Ascorra y M. Romo. 1994. Mammals of the Río Heath and Peruvian Pampas. *RAP Working Papers*, 6:69-71, 146-149.
- Encarnación, F., L. Moya, P. Soini, J. Tapia y R. Aquino. 1990. La captura de Callitrichidae (*Saguinus* y *Cebuella*) en la amazonía peruana. Pp. 45-56, en: *La Primatología en el Perú. Investigaciones primatológicas, 1973-1985* (N. Castro-Rodríguez, ed.). Dirección General Forestal y Fauna-Loreto, Instituto Nacional de Salud, Instituto de Investigación de la Amazonía Peruana, Instituto Veterinario de Investigaciones Tropicales y Altura, Organización Panamericana de la Salud, Lima.
- Fooden, J. 1963. A revision of the woolly monkeys (genus *Lagothrix*). *Journal of Mammalogy*, 44:213-247.
- Gardner, A.L. 1993a. Order Didelphimorphia. Pp. 15-23, en: *Mammals species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Segunda edición. (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Gardner, A.L. 1993b. Order Paucituberculata. Pp. 25, en: *Mammals species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Segunda edición. (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Gardner, A.L. y G.K. Creighton. 1989. A new generic name for Tate's (1933) *Microtarsus* group of South American mouse opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102:3-7.
- Graham, G.L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, 64:559-571.
- Graves, G. y J. O'Neill. 1980. Notes on the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) of Perú. *Journal of Mammalogy*, 61:345-347.
- Grimwood, I.R. 1969. Notes on the distribution and status of some Peruvian mammals 1968. *Special Publication, American Committee for International Wild Life Protection*, 21:1-86.
- Gutleb, A.C., C. Schenck y E. Staib. 1997. Giant otter (*Pteronura brasiliensis*) at risk? Total mercury and methylmercury levels in fish and otter scats, Peru. *Ambio*, 26:511-514.
- Hall, E.R. y K.R. Kelson. 1959. *The Mammals of North America*. Ronald Press Co., Nueva York.
- Hernández, J.E. 1960. Contribución al conocimiento del camarón de río. *Pesca y Caza*, 10:84-106.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana Zoology, New Series*, 46:1-525.
- Hershkovitz, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431, en: *Evolution, mammals, and*

- southern continents* (A. Keast, F.C. Erk y B. Glass, eds.). State University of Nueva York Press, Albany, Nueva York.
- Hershkovitz, P. 1977. *Living new world monkeys (Platyrrhini) with an introduction to primates*. Vol. 1. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Hershkovitz, P. 1983. Two new species of night monkeys, genus *Aotus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report on *Aotus* taxonomy. *American Journal of Primatology*, 4:209-243.
- Hershkovitz, P. 1987. A history of the recent mammalogy of the Neotropical Region from 1492 to 1850. Pp. 11-98, en: *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (B.D. Patterson y R.M. Timm, eds.). Fieldiana Zoology, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois.
- Hershkovitz, P. 1987a. A history of the recent mammalogy of the Neotropical region from 1492 to 1850. *Fieldiana Zoology, New Series*, 39:11-98.
- Hershkovitz, P. 1987b. Uacaries, new world monkeys of the genus *Cacajao* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary taxonomic review with the description of a new subspecies. *American Journal of Primatology*, 12:1-53.
- Hershkovitz, P. 1990. Titis, new world monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary taxonomic review. *Fieldiana Zoology, New Series*, 55:1-109.
- Hershkovitz, P. 1992. The South American gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* Gardner y Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): A taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana Zoology, New Series*, 70:1-56.
- Hoces, D. 1992. Perú. Pp. 19-2, en: *South American Camelids, an Action Plan for their Conservation* (H. Torres, ed.). IUCN/SSC South American Camelid Specialist Group, Gland, Suiza.
- Hutterer, R., M. Verhaagh, J. Diller y R. Podlousky. 1995. An inventory of mammals observed at Panguana Biological Station, Amazonian Peru. *Ecotropica*, 1:3-20.
- Kessler, M. 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forest in Bolivia. Pp. 281-294, en: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests* (S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn, eds.). The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Koopman, K.F. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates*, 2651:1-33.
- Koopman, K.F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp. 273-302, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Lamas, G. 1979. Algunas reflexiones y sugerencias sobre la creación de Parques Nacionales en el Perú. *Revista de Ciencias, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 71:101-114.

- Leo, M. 1980. First field study of the Yellow-tailed Woolly Monkey. *Oryx*, 15:386-389.
- Leo, M. y A.L. Gardner. 1993. A new species of a giant *Thomasomys* (Mammalia: Muridae: Sigmodontinae) from the Andes of Northcentral Peru. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 106:417-428.
- Leo, M. y M. Romo. 1992. Distribución altitudinal de roedores sigmodontinos (Cricetidae) en el Parque Nacional Río Abiseo, San Martín, Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 21:105-118.
- Macedo-Ruiz, H. de y R. Mittermeier. 1979. Redescubrimiento del primate peruano *Lagothrix flavicauda* (Humboldt, 1812) y primeras observaciones sobre su biología. *Revista de Ciencias, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 71:78-92.
- Majluf, P. y J.C. Reyes. 1989. The marine mammals of Perú: a review. Pp. 344-363, en: *The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dynamics and Interactions* (D. Pauly, P. Muck, J. Mendo y I. Tsukayama, eds.). ICLARM Conference Proceedings, N 18, Instituto del Mar de Perú (IMARPE), Callao.
- Malygin, V.M., V.M. Aniskin, S.I. Isaev y A.N. Milishnikov. 1994. *Amphinectomys savamis* Malygin Gen. et sp. n., a new genus and a new species of water rat (Cricetidae, Rodentia) from Peruvian Amazonia. *Zoologicheskii Zhurnal*, 73:195-208.
- Malleux, J. 1986. *Gran geografía de Perú*. Vol. 6. Forestería. Ed. Manfer-Juan Mejía Baca, Barcelona.
- Mann, G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana, Zoología*, 40:1-342.
- Mares, M.A. 1982. The scope of South American mammalian biology: Perspectives on a decade of research. Pp. 1-27, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Marques, S.A. 1993. *A systematic review of the large species of Artibeus Leach, 1821 (Mammalia: Chiroptera) with some phylogenetic Inferences*. Tesis doctoral, Universidad George Washington, Washington D.C.
- Marquet, P.A. 1994. Diversity of small mammals in the Pacific Coastal desert of Peru and Chile and in the adjacent Andean area: Biogeography and community structure. *Australian Journal of Zoology*, 42:527-542.
- Moya, L., L. Verdi, G. Bocanegra y J. Rimachi. 1990. Análisis poblacional de *Saguinus mystax* (Spix 1823) (Callitrichidae) en la cuenca del Río Yarapa, Loreto, Perú. Pp. 80-95, en: *La primatología en el Perú. Investigaciones primatológicas, 1973-1985* (N. Castro-Rodríguez, ed.). Dirección General Forestal y Fauna-Loreto, Instituto Nacional de Salud, Instituto de Investigación de la Amazonía Peruana, Instituto Veterinario de Investigaciones Tropicales y Altura, Organización Panamericana de la Salud, Lima.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's mammals of the World*. 5a. edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

- Nowak, R.M. 1999. *Walker's mammals of the World*. 6a. edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- ONERN (Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales). 1976. *Mapa ecológico del Perú*. Lima.
- Ortiz de la Puente, J. 1951. Estudio monográfico de los quirópteros de Lima y alrededores. *Publicaciones del Museo de Historia Natural "Javier Prado", Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, (A), 7:1-48.
- Osgood, W.H. 1943. The mammals of Chile. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, 30:1-268.
- Pacheco, V. 1991. A new species of *Scolomys* (Muridae: Sigmodontinae) from Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, (A), 37:1-3.
- Pacheco, V. y B.D. Patterson. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) with emphasis on Peruvian forms. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 21:57-81.
- Pacheco, V. y E. Vivar. 1996. Annotated checklist of the non-flying mammals at Pakitza, Manu Reserve Zone, Manu National Park, Perú. Pp 577-592, en: *Manu, the biodiversity of Southeastern Peru* (D.E. Wilson y A. Sandoval, eds.). Smithsonian Institution, Ed. Horizonte, Lima.
- Pacheco, V. y J.L. Patton. 1995. A new species of the puna mouse, genus *Punomys* Osgood, 1943 (Muridae, Sigmodontinae) from the Southeastern Andes of Peru. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 60:85-96.
- Pacheco, V., B.D. Patterson, J.L. Patton, L.H. Emmons, S. Solari y C.F. Ascorra. 1993. List of mammal species known to occur in Manu Biosphere Reserve, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, (A), 44:1-12.
- Pacheco, V., H. de Macedo, E. Vivar, C.F. Ascorra, R. Arana-Cardó y S. Solari. 1995. Lista anotada de los mamíferos peruanos. *Occasional Papers in Conservation Biology, Conservation International*, 2:1-35.
- Pacheco, V., S. Solari, E. Vivar y P. Hocking. 1994. La riqueza biológica del Parque Nacional Yanachaga-Chemillén. *Magistri et Doctores (Lima)*, 7:3-6.
- Pacheco-Acero, C. y V. Pacheco. 1993. Manejo de colecciones científicas: propuesta para un catálogo computarizado. *Boletín de Lima*, 88:87-95.
- Parker, T.A., III. T.S. Schulenberg, G.R. Graves y M.J. Braun. 1985. The avifauna of the Huancabamba region, northern Peru. Pp. 169-197, en: *Neotropical Ornithology* (P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely y F.G. Buckley, eds.). AOU Ornithological Monographs 36, Washington D.C.
- Patterson, B.D., V. Pacheco y M.V. Ashley. 1992. On the origins of the western slope region of endemism: systematics of fig-eating bats, genus *Artibeus*. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 21:189-205.
- Patterson, B.D., V. Pacheco y S. Solari. 1996. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology, London*, 240:637-658.

- Patton, J. L. 1997. Mammals of the Río Cenepa Basin. *RAP Working Papers*, 7:195-198.
- Patton, J.L. y M.F. Smith. 1992. Evolution and systematics of the akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus *Akodon*. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 21:83-104.
- Patton, J.L., B. Berlin y E.A. Berlin. 1982. Aboriginal perspectives of a mammal community in Amazonian Perú: knowledge and utilization patterns among the Aguaruna Jivaro. Pp. 111-128, en: *Mammalian Biology in South America* (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Patton, J.L., P. Myers y M.F. Smith. 1990. Vicariant versus gradient models of diversification: the small mammal fauna of eastern Andean slopes of Peru. Pp. 355-371, en: *Vertebrates in the Tropics* (G. Peters y R. Hutterer, eds.). Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Pearson, O.P. 1957. Additions to the mammalian fauna of Peru and notes on some other Peruvian mammals. *Breviora*, 73:1-7.
- Pearson, O.P. 1982. Distribución de pequeños mamíferos en el altiplano y los desiertos de Perú. Pp. 263-284, en: *Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología* (P. Salinas, ed.). Merida, Venezuela.
- Pearson, O.P. y C. Pearson. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 18:1-97.
- Péfaur, J.E. 1987. Latin America: status of collections and management concerns. Pp. 195-208, en: *Mammal Collection Management* (H.H. Genoways, C. Jones y O.L. Rossolimo, eds.). Texas Tech University Press. Lubbock, Texas.
- Peyton, B. 1980. Ecology, distribution, and food habits of spectacled bears *Tremarctos ornatus*, in Peru. *Journal of Mammalogy*, 61:639-652.
- Pine, R.H. 1982. Current status of South American mammalogy. Pp. 27-37, en: *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Pulido, V. 1991. *El Libro Rojo de la Fauna Silvestre de Perú*. Editorial Majjosa, Lima.
- Pulido, V. y C. Yockteng. 1986. Conservación de la fauna silvestre en el Bosque Nacional de Tumbes, con especial referencia al "coto mono". Pp. 33-43, en: *Simpósio Conservación y Manejo de la Fauna Silvestre Neotropical* (P. Aguilar, ed.). Lima.
- Read, A.J., K. Van Waerebeek, J.C. Reyes, J.S. McKinnon y L.C. Lehman. 1988. The exploitation of small cetaceans in coastal Peru. *Biological Conservation*, 46:53-70.
- Reig, O. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404-439, en: *High Altitude Tropical Biogeography* (F. Vuilleumier y M. Monasterio, eds.). Oxford University Press, Nueva York.

- Reyes, J.C., J.G. Mead y K. Van Waerebeek. 1991. A new species of beaked whale *Mesoplodon peruvianus* sp. n. (Cetacea: Ziphiidae) from Peru. *Marine Mammal Science*, 7:1-24.
- Sanborn, C.C. 1949. A new species of rice rat (*Oryzomys*) from the coast of Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* (A), 3:1-4.
- Silva, D. 1992. Observations on the diversity and distribution of the spiders of Peruvian montane forests. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 21:31-37.
- Soini, P. 1990. Ecología y dinámica poblacional de pichico común *Saguinus fuscicollis* (Callitrichidae, Primates). Pp. 202-253, en: *La Primatología en el Perú. Investigaciones Primatológicas (1973-1985)* (N. Castro-Rodríguez, ed.). Dirección General Forestal y Fauna-Loreto, Instituto Nacional de Salud, Instituto de Investigación de la Amazonía Peruana, Instituto Veterinario de Investigaciones Tropicales y Altura, Organización Panamericana de Salud, Lima.
- Soukup, J. 1960. Materiales para el catálogo de los mamíferos peruanos. *Biota, Colegio Salesiano, Lima*, 3:31-44, 68-84, 133-161.
- Soukup, J. 1961. Materiales para el catálogo de los mamíferos peruanos. *Biota, Colegio Salesiano, Lima*, 3:240-276, 277-324, 325-331.
- Soukup, J. 1965. Materiales para el catálogo de los mamíferos peruanos. *Biota, Colegio Salesiano, Lima*, 5:341-374.
- Spotorno, A. E. 1976. Análisis taxonómico de tres especies altiplánicas del género *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 9:141-161.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 140:893-911.
- Tapia, J., F. Encarnación, R. Aquino, L. Moya y P. Soini. 1990. Censos poblacionales y sacas periódicas de primates en la amazonía peruana (1976-1985). Pp. 325-341, en: *La Primatología en el Perú. Investigaciones Primatológicas (1973-1985)* (N. Castro-Rodríguez, ed.). Dirección General Forestal y Fauna-Loreto, Instituto Nacional de Salud, Instituto de Investigación de la Amazonía Peruana, Instituto Veterinario de Investigaciones Tropicales y Altura, Organización Panamericana de Salud, Lima.
- Tenicela-Rodríguez, M.V. 1994. Captura accidental de un delfín gris, *Grampus griseus* (Cuvier, 1812) (Cetacea, Delphinidae), en Pisco, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, (A), 48:1-5.
- Tosi, J., Jr. 1960. *Zonas de vida natural en el Perú*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la Organización de Estados Americanos Zona Andina. Boletín Técnico No. 5, Lima.
- Tovar, A. 1971. Catálogo de mamíferos peruanos. *Anales Científicos* (Lima), 9:18-37.
- Troll, C. 1968. The cordilleras of the tropical Americas: Aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. Pp. 15-56, en: *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas* (C. Troll, ed.). Ferd. Dümmler Verlag, Bonn.

- Tryon, R.M. y R.G. Stolze. 1994. Pteridophyta of Peru, part VI. *Fieldiana Botany, New Series*, 34:1-123.
- Tschudi, J.J. von. 1844a. Mammalium conspectus quae in Republica Peruana reperiuntur et pleraque observata vel collecta sunt in itinere. *Archiv für Naturgeschichte*, 10:244-255.
- Tschudi, J.J. von. 1844b. *Therologie. Untersuchungen über die Fauna Peruana*. Scheitlin und Zollikofer. St. Gallen, Suiza.
- Valencia, N. 1992. Los bosques nublados secos de la Vertiente Occidental de los Andes del Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 21:155-170.
- Van Waerebeek, K. y J.C. Reyes. 1990. Catch of small cetaceans at Pucna Port, Central Perú, during 1987. *Biological Conservation*, 51:15-22.
- Veiga, M.M. y J.A. Meech. 1995. Gold mining activities in the Amazon: clean-up techniques and remedial procedures for mercury pollution. *Ambio*, 24:371-375.
- Velásquez, V. 1992. Murciélagos del Valle de Ica. *Boletín de Lima*, 84:19-20.
- Vivar, E. y R. Arana-Cardó. 1994. Lista preliminar de los mamíferos de la Cordillera del Cóndor, Amazonas, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, (A), 46:1-6.
- Vivar, E., V. Pacheco y M. Valqui. 1997. A new species of *Cryptotis* (Insectivora: soricidae) from Northern Peru. *American Museum Novitates*, 3202:1-15.
- Voss, R.S. y L.H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assesment. *Bulletin American Museum Natural History*, 230:1-115.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Segunda edición. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Wilson, D.E., C.F. Ascorra y S. Solari. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. Pp 577-592, en: *Manu, the Biodiversity of Southeastern Peru* (D.E. Wilson y A. Sandoval, eds.). Smithsonian Institution - Ed. Horizonte, Lima.
- Williams, M. 1990. Notas sobre reproducción de *Phyllotis amicus* Thomas (Rodentia: Cricetidae) en el campo y laboratorio. *Biota (Lima)*, 14:9-17.
- Willig, M.R. y R.R. Hollander. 1987. *Vampyrops lineatus*. *Mammalian Species*, 275:1-4.

MAMÍFEROS DE URUGUAY

PABLO ORTEGA BAES^{1,2}, SILVIA SÜHRING¹ Y GERARDO CEBALLOS²

¹*Laboratorio de Investigaciones Botánicas (LABIBO), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Argentina.*

²*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, México D.F. 04510, México*

INTRODUCCIÓN

La República Oriental del Uruguay está situada en el margen izquierdo del Río de La Plata, limitando al norte con Brasil y al oeste con Argentina. Se ubica enteramente en la zona templada entre los 30° 5' y 35° 5' latitud sur y los 56° 15' y 60° 45' longitud oeste y abarca una superficie de 186,926 km². La característica más típica de su paisaje es su uniformidad, con el relieve de poca altura con ondulaciones apoyadas en el escudo de Brasilia, una antigua formación de rocas cristalinas, que aflora formando sierras de poca altura (menos de 500 msnm). Su territorio está recorrido por numerosos ríos y su clima es templado con lluvias durante todo el año (Fig. 1).

La mayor parte del territorio uruguayo pertenece a la provincia biogeográfica Pampeana, distrito uruguayense, cuya vegetación dominante es la estepa de gramíneas, aunque hay también otros tipos de comunidades, especialmente selvas ribereñas parecidas a las de la provincia Paranaense, algunos bosques xerófilos con elementos de la provincia del Espinal y comunidades hidrófilas y psamófilas (Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 1999). Como consecuencia de las actividades agrícolas y ganaderas la vegetación original ha sido profundamente alterada y sustituida por especies cultivadas. No se conocen evaluaciones sobre el impacto de estos cambios en la vegetación sobre la fauna.

Uruguay ha sido calificado como uno de los mejores países en Sudamérica en cuanto al estado de conocimiento de su mastofauna (Pine, 1982; Redford y Eisenberg, 1992), y recientemente se publicó una guía de campo de los mamíferos (González, 2001). En este capítulo presentamos una breve reseña de la diversidad de mamíferos de Uruguay y su estado de conservación.

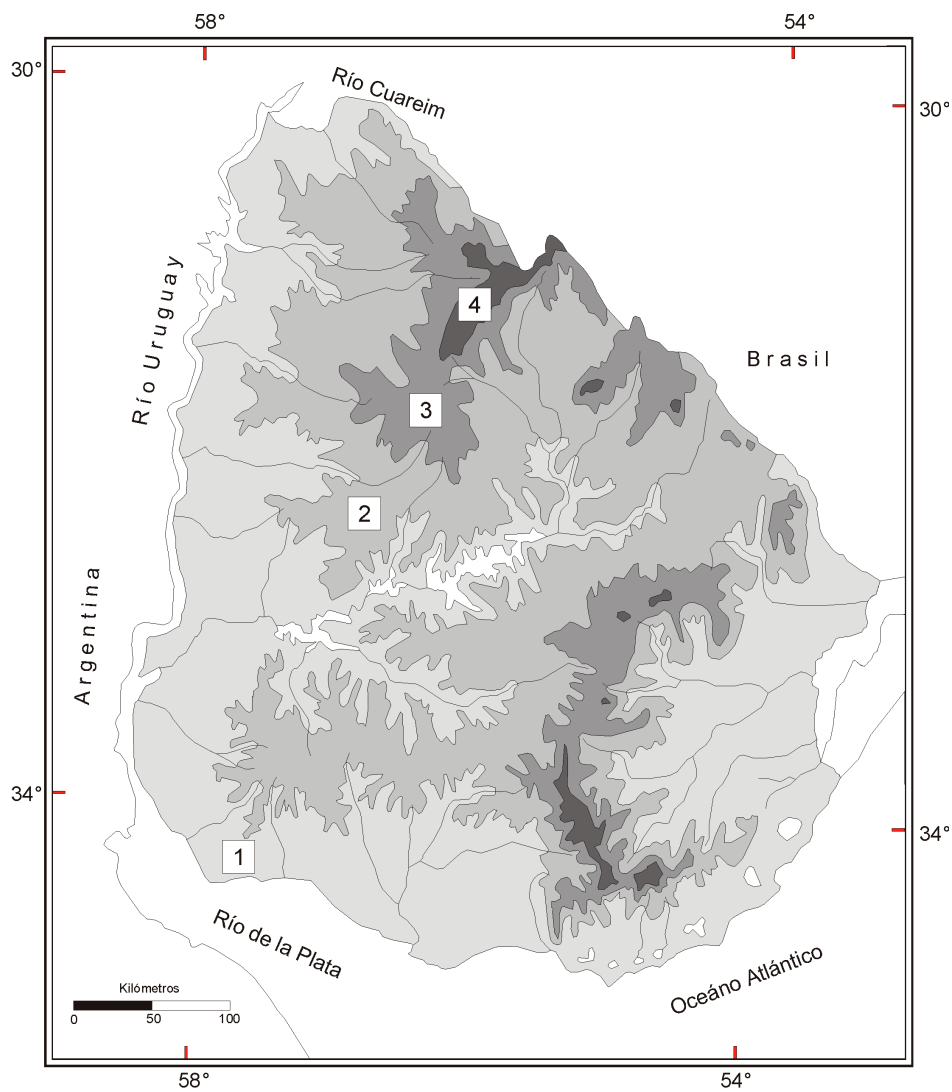


Figura 1. Principales rasgos topográficos de Uruguay. 1 = 0 a 100 msnm; 2 = 101 a 200 msnm; 3 = 201 a 300 msnm; 4 = > 300 msnm.

Cuadro 1. Número de especies, géneros y familias de los órdenes de mamíferos de Uruguay.

Órdenes	Familias	Géneros	Especies
Didelphimorphia	1	5	75
Xenarthra	2	5	6
Chiroptera	3	12	20
Carnivora	6	20	22
Cetacea	8	20	24
Artiodactyla	2	3	4
Rodentia	7	18	22

DIVERSIDAD DE ESPECIES

Los mamíferos vivientes de Uruguay comprenden 100 especies nativas (González, 2001), de las cuales el 31% corresponden a mamíferos marinos y el 69% a mamíferos terrestres (cuadro 1). Además, se han citado seis taxa que no tienen aún identidad específica (González, 2001): *Gracilinanus* sp., *Thylamys* sp. (Didelphimorphia), *Histiopus* sp. (Chiroptera), *Oxymycterus* sp., *Ctenomys* sp. 1 y *Ctenomys* sp. 2 (Rodentia). Existen en el país diez especies introducidas (cuadro 2). Estas especies no han sido incluidas en los análisis de este capítulo (Ver apéndice).

Las especies terrestres nativas corresponden a siete órdenes, de los cuales Rodentia, con 22 especies (32% del total) es el que presenta el mayor número de especies (cuadro 1). Les siguen en importancia por número de especies Chiroptera con 20 especies (29%), Carnivora, y otros órdenes. La mastofauna uruguaya no posee representantes de los órdenes Insectivora, Perissodactyla y Primates. Los insectívoros son un orden con una distribución marginal en Sudamérica, restringida a los países más norteros del continente, que incluyen a Colombia, Venezuela, Ecuador y Perú (Eisenberg, 1989; Eisenberg y Redford, 1999). Los órdenes Perissodactyla y Primates presentan distribuciones típicamente tropicales, y sus límites de distribución austral se localizan al norte de Uruguay en Argentina y Paraguay (Eisenberg y Redford, 1999; Redford y Eisenberg, 1992).

Un patrón similar en la diversidad taxonómica de los mamíferos terrestres se registra en el ámbito de familia y género. De las 18 familias presentes en Uruguay, Muridae (Rodentia) es la que presenta el mayor número de especies (13), seguida por

Cuadro 2. Mamíferos introducidos en Uruguay.
El origen de las especies es según Wilson y Reeder (1993).

	Nombre común	Familia	Origen
ARTIODACTYLA			
<i>Bubalus bubalis</i>	búfalo acuático	Bovidae	India – Indochina
<i>Capra hircus</i>	cabra	Bovidae	Asia
<i>Axis axis</i>	axis	Cervidae	India
<i>Dama dama</i>	gamo	Cervidae	Turquia
<i>Sus scrofa</i>	jabalí	Suidae	Eurasia
RODENTIA			
<i>Lagostomus maximus</i>	vizcacha	Chinchilidae	Sudamérica
<i>Mus domesticus</i>	ratón	Muridae	Eurasia
<i>Rattus rattus</i>	rata negra	Muridae	India
<i>Rattus norvegicus</i>	rata gris	Muridae	Siberia – China
LAGOMORPHA			
<i>Lepus europaeus</i>	liebre	Leporidae	Eurasia

Vespertilionidae (Chiroptera) con diez especies. El 75 % de los géneros sólo presentan una especie, y los de mayor número de especies son *Ctenomys* (Rodentia) y *Myotis* (Chiroptera) con dos cada uno.

Los mamíferos marinos comprenden diez familias y 25 géneros (cuadro 1). Delphinidae (Cetacea) es la familia con mayor número de especies (10). El 84% de los géneros de mamíferos marinos sólo presentan una especie; *Balaenoptera* (Cetacea) es el género con mayor número de especies (4).

Aunque Uruguay es un país pequeño presenta una riqueza de especies mayor que la esperada de acuerdo a su superficie. La proporción de especies de cada orden de mamíferos terrestres registrada en Uruguay no se corresponde con la observada para las especies de Sudamérica. Es decir la composición de la mastofauna de Uruguay no es una muestra al azar de la de Sudamérica cuando analizamos los órdenes ($X^2 = 47.92$, $P < 0.0001$), ya que presenta más especies del Orden Carnivora y menos de Rodentia. El mismo patrón se observa si el análisis se realiza al nivel de género.

Cuadro 3. Estadísticas de resumen del peso corporal de los mamíferos de Uruguay.

Orden	Media	D.E.	Mínimo	Máximo	N
Artiodactyla	70,166	69,821	20,500	1,500,00	3
Carnivora	14,935	15,654	2,500	60,000	14
Chiroptera	17	11.4	5	57	20
Didelphimorphia	685	682.6	34	1,700	5
Rodentia	5,343	19,164.7	15.5	90,000	22
Xenarthra	7,200	3,615.9	2,000	120,000	5
No voladores	11,767	26,101.4	15.5	150,000	49
Todos	8,361	22,577.4	5	150,000	69

D.E. Desviación estándar

Masa corporal

Los mamíferos terrestres uruguayos presentan un peso corporal que varía entre 5 g (*Platyrrhinus lineatus*, Chiroptera) y 150,000 g (*Blastocerus dichotomus*, Artiodactyla). El peso corporal para los mamíferos voladores (Chiroptera) varía entre 5 g (*Eptesicus diminutus*, Phyllostomidae) y 57 g (*Desmodus rotundus*, Phyllostomidae). Por otra parte, el peso corporal de los mamíferos no voladores varía entre 15.5 g (*Calomys laucha*, Rodentia) y 150,000 g (Artiodactyla; cuadro 3).

Las distribuciones de frecuencias del peso corporal en escala logarítmica ($\log_2$) para las especies de mamíferos terrestres (total, voladores y no voladores) no difieren significativamente de una distribución uniforme ($D = 0.14, 0.27$ y 0.64 , respectivamente; $P > 0.05$; Fig. 2). Este patrón es esperado dada la pequeña superficie que tiene Uruguay. Brown y Nicoletto (1991), demostraron que la distribución de frecuencias de los pesos corporales expresados en escala logarítmica es unimodal y asimétrica positiva a escalas regional o continental, tiende a ser uniforme a escalas intermedias y es uniforme a escalas locales. Paralelamente, el peso promedio de las especies aumenta al analizar ensambles de especies de escalas regionales a locales. En este contexto, Marquet y Cofré (1999) evaluaron el efecto de la escala sobre la distribución de frecuencias de los pesos corporales de los mamíferos de Sudamérica. Encontraron que si bien existe una tendencia a que la distribución se vuelva uniforme a escalas menores, a escalas intermedias

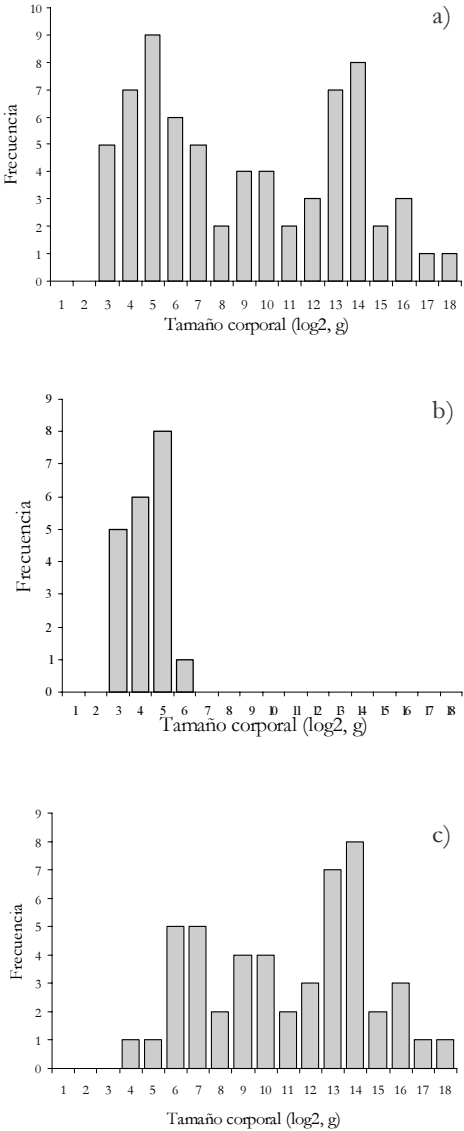


Figura 2: Distribución de frecuencias del tamaño corporal de los mamíferos terrestres de Uruguay. a) especies totales; b) especies voladoras y c) especies no voladoras.

(biomas) las distribuciones siguen siendo asimétricas. La distribución de frecuencias de los pesos corporales de los mamíferos de Uruguay a escala país es uniforme, por lo que esperaríamos en su mastofauna una masa corporal promedio mayor que la de todos los mamíferos de Sudamérica. Marquet y Cofré (1999) reportaron una mediana de 7.3 para Sudamérica, mientras que Uruguay presenta una mediana igual a 8.22.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

La mastofauna de Uruguay es singular ya que no representa una muestra al azar de las especies presentes en Sudamérica. Esto evidencia que la composición de especies es resultado de procesos que ocurren a escala continental y a escala local. A una escala continental se ha indicado que el número de especies de murciélagos (Willig y Sandlin, 1991) disminuye a latitudes más altas lo que explicaría la baja diversidad de especies de este orden en Uruguay. Por otro lado, se ha indicado que la distribución de pesos corporales tiende a uniformarse cuando pasamos de una escala continental a una local (Brown y Nicoletto, 1991; Marquet y Cofré, 1999). Desde este punto de vista la mastofauna de Uruguay se estructura como un ensamble local.

En Uruguay sólo existe una especie endémica, el tuco-tuco *Ctenomys pearsoni* (Ctenomidae, Rodentia). El 14% de las especies de mamíferos terrestres uruguayos tienen distribución compartida con un país de Sudamérica, y el 90% de estas especies compartidas son roedores. Por otra parte, el 7 % de las especies es compartido con dos países, de ellas el 80% pertenecen al orden Rodentia.

El 38% de las especies de mamíferos terrestres presentes en Uruguay tienen un rango geográfico restringido en el país. Estas especies se consideran raras, y cuentan con representantes de todos los órdenes, siendo la mayoría murciélagos (31%) y roedores (27%) (cuadro 4, Fig. 3). La única especie endémica tiene rango restringido. Cabe aclarar que muchos mamíferos terrestres que se distribuyen en Uruguay (tantos los raros como los comunes), tienen en Uruguay o en Argentina su límite austral de distribución.

CONSERVACIÓN

Según UICN el 7% de los mamíferos terrestres de Uruguay se encuentran con algún grado de riesgo a la extinción. De acuerdo a la clasificación nacional, tres especies de mamíferos nativos se han extinguido en el país: *Myrmecophaga tridactyla*,

Cuadro 4. Número de especies de mamíferos terrestres de Uruguay con rango de distribución restringido y en peligro de extinción, según IUCN y la clasificación nacional (González, 2001).

Orden	Rango restringido	En peligro	
		IUCN	Clasificación nacional
Artiodactyla	2	2	2
Carnivora	4	4	7
Chiroptera	8	1	5
Didelphimorphia	3	3	1
Rodentia	7	0	4
Xenarthra	2	1	2
Total	26	11	21

Panthera onca y *Pecari tajacu* (González, 2001). De las especies vivientes, 21 (32%) se encuentran amenazadas (Fig. 4).

El orden más amenazado es Carnivora (50% de las especies del orden; cuadro 5); dos de sus especies, *Leopardus pardalis* y *Pteronura brasiliensis* se encuentran con un alto riesgo de extinción en el país (González, 2001). Por otra parte, dos de las tres especies de Artiodactyla se encuentran en peligro, presentando *Blastocerus dichotomus* un alto riesgo de extinción (cuadro 5).

Las tres especies extinguidas son de tamaño grande (cuadro 5). El tamaño promedio de las especies de mamíferos terrestres considerados en peligro según clasificación nacional (21 especies) es significativamente mayor que el de las especies no amenazadas ($t = 1.91$, $P = 0.03$). El mismo patrón se observa para las especies amenazadas y no amenazadas según IUCN ($t = 3.70$, $P = 0.0002$).

El 81% de las especies en peligro de extinción de acuerdo a la clasificación nacional tienen rango restringido en el país. De las especies en peligro el 52% (11 especies) se caracterizan por presentar rangos geográficos restringidos en Uruguay y tener pesos corporales mayores de 700 g. Por lo tanto el 16% de los mamíferos de Uruguay son raros, de gran tamaño y están amenazados (cuadro 5).

Con base en el análisis realizado consideramos como prioridades de conservación para los mamíferos terrestres de Uruguay:

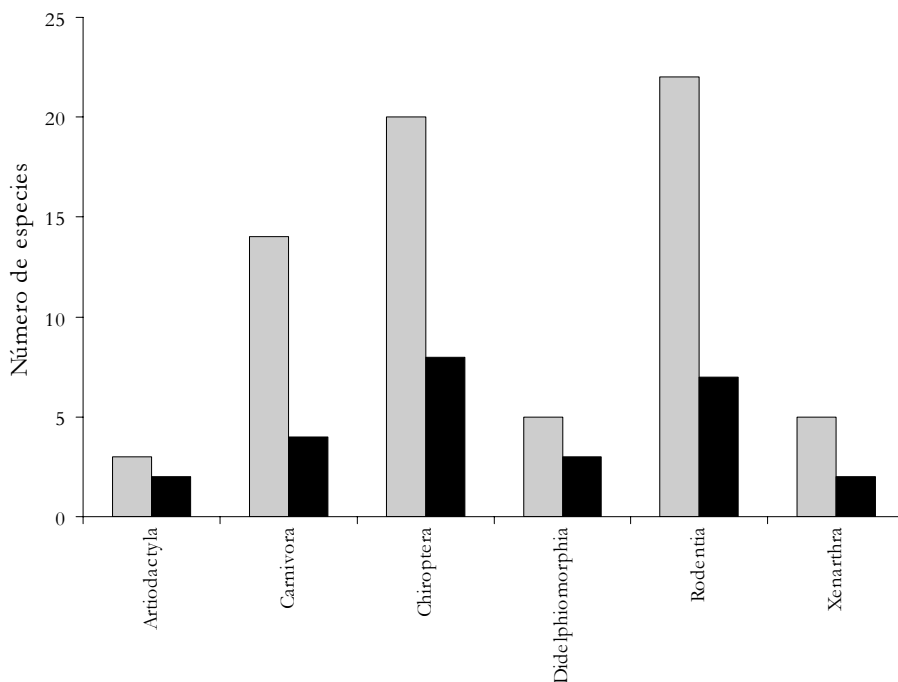


Figura 3. Número de especies totales (barras claras) y de rango restringido (barras oscuras) de cada orden de los mamíferos terrestres de Uruguay.

1) Debe protegerse a la única especie endémica del país, *Ctenomys pearsoni*.

2) Es necesario concentrar esfuerzos y recursos en la protección de las once especies que se encuentran amenazadas según la clasificación del país, y que además tienen tamaño corporal grande y rango geográfico restringido, lo que las hace más vulnerables a la extinción. En Uruguay ya se han extinguido recientemente tres especies de tamaño grande (cuadro 5).

3) Dada la alta diversidad relativa del orden Carnivora, se deben generar estrategias de conservación para este grupo. Algunas de las especies ya se encuentran en grave peligro de extinción en el país como *Pteronura brasiliensis* y *Leopardus pardalis*.

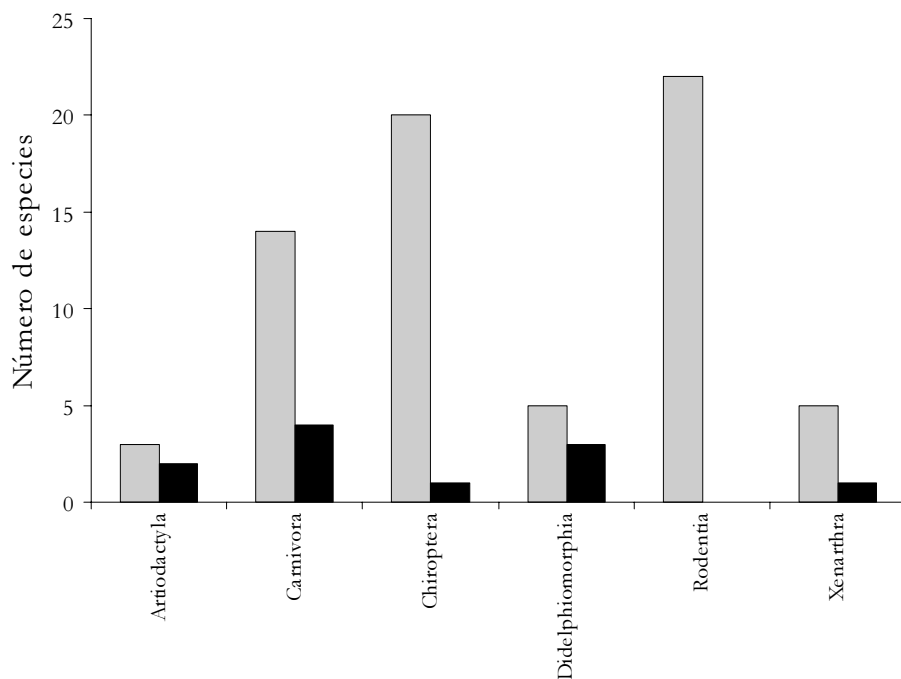


Figura 4. Número de especies totales (barras claras) y en peligro según la clasificación nacional (barras oscuras) de cada orden de los mamíferos terrestres de Uruguay.

4) Dado que muchos taxa supraespecíficos tienen baja diversidad, incluyendo el nivel de orden (por ejemplo, Artiodactyla tiene sólo tres especies, dos de las cuales están en peligro), la extinción de una o dos especies podría significar la consecuente pérdida de familias y géneros enteros para el país. Tal es el caso de las familias Agoutidae y Erethizontidae (Rodentia) y Myrmecophagidae (Xenarthra), que cuentan con una sola especie que tiene algún grado de amenaza de acuerdo a la clasificación nacional. Por lo tanto, debería generarse una estrategia nacional que incluya a toda la singular mastofauna de Uruguay.

Cuadro 5. Especies de mamíferos terrestres de Uruguay en peligro de extinción. UICN = VU: vulnerable, LR: bajo riesgo, EN: en peligro, NT: potencialmente vulnerable. Nacional= E: extinta, CE: casi extinta, A: amenazada, V: vulnerable, MV: muy vulnerable. Distribución= R: rango geográfico restringido, AM: rango geográfico amplio.

Especie	UICN	Uruguay	Peso (g)	Rango
ARTIODACTYLA				
<i>Pecari tajacu</i>	-	E	23,500	R
<i>Blastocerus dichotomus</i>	VU	CE	150,000	R
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	LR	A	40,000	R
CARNIVORA				
<i>Panthera onca</i>	LR	E	158,000	A
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	LR	A	25,800	R
<i>Leopardus pardalis</i>	EN	CE	14,500	R
<i>Leopardus wiedii</i>	NT	MV	9,000	AM
<i>Lynx baileyi</i>	-	MV	5,000	R
<i>Nasua nasua</i>	-	V	7,700	AM
<i>Pteronura brasiliensis</i>	EN	CE	34,000	R
<i>Puma concolor</i>	-	A	60,000	AM
CHIROPTERA				
<i>Eumops patagonicus</i>	-	MV	16	R
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	-	MV	14	R
<i>Nyctinomops macrotis</i>	-	MV	20	R
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	-	MV	5	R
<i>Sturnira lilium</i>	-	V	28	R
DIDELPHIMORPHIA				
<i>Chironectes minimus</i>	NT	MV	800	R
RODENTIA				
<i>Akodon reigi</i>	-	MV	70	R
<i>Cavia magna</i>	-	A	700	R
<i>Agouti paca</i>	-	MV	13,000	R
<i>Coendou spinosus</i>	-	V	2,500	AM

Cuadro 5. Continuación...

Especie	UICN	Uruguay	Peso (g)	Rango
XENARTHRA				
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	VU	E	39,000	R
<i>Cabassous tatouay</i>	LR	A	12,000	R
<i>Tamandua tetradactyla</i>	-	A	8,500	R

ABSTRACT

The living mammals of Uruguay include 100 native species, 31% are marine and 69% are terrestrial. The terrestrial mammal order with greater number of species is Rodentia (22), while Muridae is the richest family. Although Uruguay is a small country it presents a terrestrial species richness higher than that expected for its surface. In addition, the species proportion of each order does not correspond to the observed number of species of South America, there are more species of order Carnivora and less of Rodentia. The body mass of terrestrial mammals varies between 5 and 150,000 g. Frequencies distribution of body mass in logarithmic scale do not differ significantly from uniform distribution. The 38% of the species have restricted geographic range in the country, these species belong to the whole orders, most of them are bats and rodents. The only endemic species, *Ctenomys pearsoni*, has a restricted geographic range. Three native species are extinct in Uruguay: *Myrmecophaga tridactyla*, *Panthera onca* and *Pecari tajacu*, and 32% of the living species are threatened. The most threatened order is Carnivora (50% of its species). Body size of the 21 species considered threatened in the national classification, are significantly greater than non-threatened species. The 81% of endangered species have restricted geographical range in Uruguay. The 16% of the mammals are rare, large and are threatened, and need to be protected. Conservation strategies should be generated to protect the high diversity of species of Carnivora. As though many supra-specific taxa have low diversity, the extinction of one or two species could mean the consequent loss of entire families and genus for the country.

LITERATURA CITADA

Brown, J.H. y P.F. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *American Naturalist*, 138: 1478-1512.

- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Buenos Aires.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the neotropics. The northern neotropics: Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana*. Volumen 1. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Eisenberg, J.F. y K.H. Redford. 1999. *Mammals of the neotropics. The central neotropics: Ecuador, Perú, Bolivia, Brazil*. Volumen 3. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- González, E. M. 2001. *Guía de Campo de los Mamíferos de Uruguay*. Vida Silvestre-Sociedad Uruguaya para la Conservación de la Naturaleza, Montevideo.
- Hilton-Taylor, C. (Ed.). 2000. *2000 IUCN red list of threatened species*. IUCN, Gland, Suiza.
- Marquet, P.A. y H. Cofré. 1999. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: a macroecological approach. *Oikos*, 85: 299-309.
- Morrone, J. J. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica* 75: 1-16.
- Patterson, B.D. 1994. Accumulating knowledge on the dimensions of biodiversity: systematic perspectives on Neotropical mammals. *Biodiversity letters*, 2: 79-86.
- Patterson, B.D. 2000. Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distributions* 6: 145-151.
- Pine, R. H. 1982. Current Status of South American Mammalogy. Pp. 27 – 37, en: *Mammalian Biology in South America* (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). Pymatuning Symposia in Ecology 6., Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburg, Pennsylvania.
- Redford, K.H. y J.F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the neotropics. The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay y Paraguay*. Volumen 2. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Willig, M.R. y E.A. Sandlin. 1991. Gradients of species density and species turnover in new world bats: a comparison of quadrant and band methodologies. Pp. 81-96, en: *Latinamerican mammalogy: history, biodiversity, and conservation* (Mares, M.A. y D.J. Schmidly, eds.) University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder. 1993. *Mammals species of the world : A taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Apéndice. Lista de los mamíferos de Uruguay (modificada de González, 2001). El arreglo taxonómico supraespecífico de acuerdo a Wilson y Reeder (1993).

DIDELPHIMORPHIA

Familia Didelphidae

Chironectes minimus
Didelphis albiventris
Gracilinanus agilis
Lutreolina crassicaudata
Monodelphis dimidiata

Eumops patagonicus
Molossops temminckii
Molossus molossus
Nyctinomops laticaudatus
Nyctinomops macrotis
Tadarida brasiliensis

XENARTHRA

Familia Dasypodidae

Cabassous tatouay
Dasyops hybridus
Dasyops novemcinctus
Euphractus sexcinctus

Familia Myrmecophagidae

Tamandua tetradactyla

CHIROPTERA

Familia Phyllostomidae

Platyrrhinus lineatus
Sturnira lilium
Desmodus rotundus

Familia Vespertilionidae

Eptesicus diminitus
Eptesicus furinalis
Histiotus montanus
Lasiurus blossevillei
Lasiurus cinereus
Lasiurus ega
Myotis albescens
Myotis levis
Myotis nigricans
Myotis riparius

Familia Molossidae

Eumops bonariensis

CARNIVORA

Familia Canidae

Cerdocyon thous
Chrysocyon brachyurus
Lycalopex gymnocercus

Familia Felidae

Leopardus pardalis
Leopardus wiedii
Lynchailurus braccatus
Oncifelis geoffroyi
Puma concolor

Familia Mustelidae

Lontra longicaudis
Pteronura brasiliensis
Conepatus chinga
Galictis cuja

Familia Otariidae

Arctocephalus australis
Arctocephalus tropicalis
Otaria byronia

Familia Phocidae

Hydrurga leptonyx
Leptonychotes weddellii
Lobodon carcinophagus
Mirounga leonina

Familia Procyonidae

Nasua nasua
Procyon cancrivorus

 Apéndice. Continuación...

CETACEA

Familia Balaenidae

Eubalaena australis

Familia Balaenopteridae

*Balaenoptera acutorostrata**Balaenoptera borealis**Balaenoptera musculus**Balaenoptera physalus**Megaptera novaeangliae*

Familia Delphinidae

*Delphinus delphis**Globicephala melas**Grampus griseus**Lagenodelphis hosei**Lagenorhynchus obscurus**Orcinus orca**Pseudorca crassidens**Stenella attenuata**Stenella coeruleoalba**Tursiops truncatus*

Familia Phocoenidae

*Australophocoena dioptrica**Phocoena spinipinnis*

Familia Physeteridae

*Kogia breviceps**Physeter catodon*

Familia Platanistidae

Pontoporia blainvillei

Familia Ziphiidae

*Hyperoodon planifrons**Mesoplodon layardii**Ziphius cavirostris*

ARTIODACTYLA

Familia Cervidae

*Blastocerus dichotomus**Mazama gouazoubira**Oxotoceros bezoarticus*

RODENTIA

Familia Muridae

*Akodon azarae**Akodon reigi**Calomys laucha**Deltamys kemp**Holochilus brasiliensis**Lundomys molitor**Necomys obscurus**Oligoryzomys delticola**Oligoryzomys flavescens**Oxymycterus nasutus**Reithrodon typicus**Scapteromys tumidus**Wilfredomys oenax*

Familia Erethizontidae

Coendou spinosus

Familia Caviidae

*Cavia aperea**Cavia magna*

Familia Hydrochaeridae

Hydrochaeris hydrochaeris

Familia Agoutidae

Agouti paca

Familia Ctenomyidae

*Ctenomys pearsoni**Ctenomys rionegrensis**Ctenomys torquatus*

Familia Myocastoridae

Myocastor coypus

MAMÍFEROS DE VENEZUELA

GERARDO CEBALLOS¹, PABLO ORTEGA BAES^{1,2},
SILVIA SÜHRING²,
YOLANDA DOMÍNGUEZ¹ Y HELIOT ZARZA¹

¹ *Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, México D.F., 04510, México.*

² *Laboratorio de Investigaciones Botánicas (LABIBO), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Argentina.*

INTRODUCCIÓN

Venezuela, con un territorio de alrededor de 912,050 km², es uno de los países más extensos del Neotrópico. Está situado en la costa norte de América del Sur, entre los 1° y 12° de latitud norte y los 60° y 73° de longitud oeste, limitando al oeste con Colombia, al sur con Brasil y al este con Guyana. Es un país con clima predominantemente tropical, con una marcada estación lluviosa de abril a octubre, que presenta cuatro regiones geográficas, denominadas las montañas andinas, la cuenca del lago Maracaibo, los llanos y las mesetas de Guayana (Difrieri, 1980).

En la región de las montañas andinas, la cordillera de Mérida es el principal componente, con picos de más de 5,000 msnm (Fig. 1). Los ríos que nacen en esta cordillera desembocan en la cuenca del Maracaibo y en afluentes del Orinoco. El lago Maracaibo (14,000 km²) tiene conexión con el mar Caribe, razón por la cual sus aguas son saladas. La cuenca del lago Maracaibo está limitada por montañas y presenta precipitaciones que llegan a los 4,000 mm anuales con ríos caudalosos como el Catatumbo, Escalante y Santa Ana, entre otros. La región de los llanos abarca casi la tercera parte del país y se caracteriza por tener una vegetación de tipo sabana. La región de las mesetas de Guyana se ubica hacia el sudeste y presenta una altitud entre 1,000 y 1,500 msnm, con su punto más alto en el pico Roraima de 2,772 msnm. El río Orinoco atraviesa el territorio y desemboca en un enorme delta de 28 km frente al océano, constituyendo un elemento hidrográfico muy importante (Difrieri, 1980).

La ubicación tropical y las diferentes altitudes de Venezuela, producidas principalmente por la cordillera de los Andes y el macizo de la Guyana, han generado una gran diversidad de ambientes que se expresa en una alta diversidad tanto de fauna



Figura 1. Principales características fisiográficas de Venezuela. Elevación en metros de 0 a 100 (1); de 100 a 500 (2); de 500 a 1,000 (3); de 1,000 a 2,000 (4); de 2,000 a 3,000 (5); de 3,000 a 4,000 (6); mayor de 4,000 (7).

como de flora. De hecho, Venezuela se considera entre los 20 países biológicamente más diversos (Mittermeier *et al.*, 1999). Desde el punto de vista biogeográfico Eisenberg y Redford (1979) han dividido al país en siete regiones: 1) Cuenca del Maracaibo, 2) árida de Falcón, 3) cordillera de la costa norte, 4) andina, 5) llanos, 6) Guyana, y 7) amazónica. Las regiones árida de Falcón y

andina presentan una riqueza de especies de mamíferos baja, mientras que la regiones con más alta riqueza de especies son la amazónica, la de Guyana y la de la costa norte. El análisis de las afinidades entre regiones indica que la mastofauna de la región biogeográfica de los llanos es derivada de las regiones vecinas.

En este capítulo realizamos un análisis de la diversidad de los mamíferos terrestres de Venezuela, evaluando patrones de diversidad, distribución y el estado de conservación.

HISTORIA DEL CONOCIMIENTO MASTOZOOLÓGICO

Venezuela es un país con una larga tradición de estudios sobre mamíferos, que ha permitido que se conozcan adecuadamente la composición y distribución de las especies (Linares, 1998). El avance de la mastozoología en Venezuela, comparable con el de México, Brasil, Chile o Argentina, se debe entre otros factores a que cuenta con un grupo considerable de mastozoólogos, que se han consolidado con la creación de la Asociación Venezolana para el Estudio de los Mamíferos (ASOVEM). Los investigadores nacionales, junto con sus colegas extranjeros, han producido un cúmulo de información sobre diversos aspectos de los mamíferos como sistemática, distribución, ecología, conducta, biogeografía y conservación (e.g. Bisbal, 1989; Braza *et al.*, 1983; Durant y Guevara, 2001; Eisenberg y Redford, 1979; Gardner, 1989; Linares y Ojasti, 1971; Mondolfi y Hoogersteijn, 1986; Pérez-Hernández, 1989; Reig y Useche, 1976; Rodríguez y Rojas-Suárez, 1996; Sunquist *et al.*, 1989). Adicionalmente ver la extensa bibliografía en Aguilera (1985), Eisenberg (1989) y Linares (1998). Se han publicado monografías sobre grupos de mamíferos como marsupiales (Pérez-Hernández *et al.*, 1994), murciélagos y felinos (FUDECI, 1992), y sobre la mastofauna del país como las de Charles O. Handley (1976) y Eisenberg (1989). Entre los investigadores nacionales destacan el libro de Aguilera (1985) que compila una serie de contribuciones sobre temas diversos y el de Linares (1998), que es una completa monografía en español sobre todas las especies de mamíferos del país.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

La mastofauna venezolana comprende 325 especies terrestres de las cuáles el 4% son especies endémicas (cuadro 1). De los 10 órdenes presentes en el país, Chiroptera es el que está mejor representado tanto a nivel de géneros (64) como de especies (154), seguido de Rodentia (38 géneros y 83 especies). De 39 familias

Cuadro 1. Diversidad y composición de especies de mamíferos terrestres de Venezuela. Los datos se basan principalmente en Linares (1998) y Wilson y Reeder (1993).

Orden	Familias	Géneros	Especies	
			total	endémicas
Didelphimorphia	4	12	22	1
Xenarthra	4	8	14	0
Insectivora	1	1	2	0
Chiroptera	9	65	154	1
Primates	2	10	14	0
Carnivora	6	18	22	0
Perissodactyla	1	1	2	0
Artiodactyla	2	4	9	1
Rodentia	9	38	83	7
Lagomorpha	1	1	3	1
Número total	39	158	325	11

presentes en el país, Phyllostomidae (Chiroptera) presenta la mayor riqueza de especies (87), seguida por Muridae (Rodentia). Le siguen en orden decreciente de importancia tres familias de murciélagos (Chiroptera), que incluyen a Molossidae (24 spp), Vespertilionidae (18 spp) y Emballonuridae (14 spp). Al nivel genérico, el 57% de los géneros presentan una especie; sin embargo, *Rhipidomys* está representado por nueve especies seguido por *Oryzomys* con ocho y *Proechimys* con siete. Los siguientes ocho géneros en orden de importancia pertenecen a Chiroptera, de los cuales *Artibeus* y *Sturnira* son los mejor representados, con siete especies cada uno.

La composición de las especies de mamíferos de Venezuela no es una muestra al azar de los mamíferos del continente, ya que la proporción de especies de los órdenes es significativamente diferente a la de la mastofauna del continente sudamericano ($X^2 = 157.9$, $P < 0.0001$). Esto se debe a que hay más especies de murciélagos y menos de roedores y primates que lo esperado. A nivel del continente el patrón es inverso, ya que el orden con mayor riqueza de especies son los roedores. En Sudamérica existen diferencias significativas en el patrón latitudinal de la distribución geográfica entre murciélagos y roedores histicognatos. Mientras la densidad de

Cuadro 2. Estadísticas de resumen para el peso corporal en gramos de los mamíferos terrestres de cada orden presente en Venezuela. No se incluyó al orden Insectívora en el análisis.

Orden	mediana	media	d.s.	mínimo	máximo	n
Didelphimorphia	70.8	280.6	312.3	18.0	1041	22
Xenarthra	76.5	8,321.0	11,077.0	400.0	39,400	14
Chiroptera	14.0	19.9	19.8	3.0	175	154
Primates	2,450.0	3,039.0	2,294.0	688.0	7500	14
Carnívora	4,490.0	19,110.0	43,502.0	340.0	200,000	22
Perissodactyla	134,475.0	134,475.0	20,471.0	120,000.0	148,950	2
Artiodactyla	17,350.0	16,890.0	13,127.0	8.2	40,000	9
Lagomorpha	1,021.0	1,021.0	5.7	1,017.0	1,025	3
Rodentia	4,180.0	1,316.0	4,097.0	10.0	31,500	83
No voladores	477.0	6,576.0	22,459.0	8.2	200,000	170
Total	38.2	3,460.0	16,573.0	3.0	200,000	322

d.s. = desviación estándar

especies de murciélagos aumenta hacia latitudes menores, los roedores histricognatos no siguen este patrón. Por lo tanto, las regiones que se ubican a latitudes tropicales tendrán más especies de murciélagos que regiones a las latitudes mayores. Este es el caso de Venezuela, cuya posición latitudinal (tropical) podría explicar la mayor diversidad de especies de este orden en comparación con roedores.

Masa corporal

Los mamíferos terrestres de Venezuela presentan una masa corporal promedio de $3,460 \pm 16,573$ g (cuadro 2), con un mínimo de 3 g (*Furipterus borrens*, Chiroptera) y un máximo de 200,000 g (*Tremarctos ornatus*, Carnívora). Para los mamíferos voladores (Chiroptera) el peso corporal promedio es de 19.9 ± 19.8 con un mínimo de 3 g y un máximo de 175 g. El peso corporal promedio de los mamíferos no voladores es de $6,576 \pm 22,459$ con un mínimo de 8.2 g y un máximo de 200,000 g.

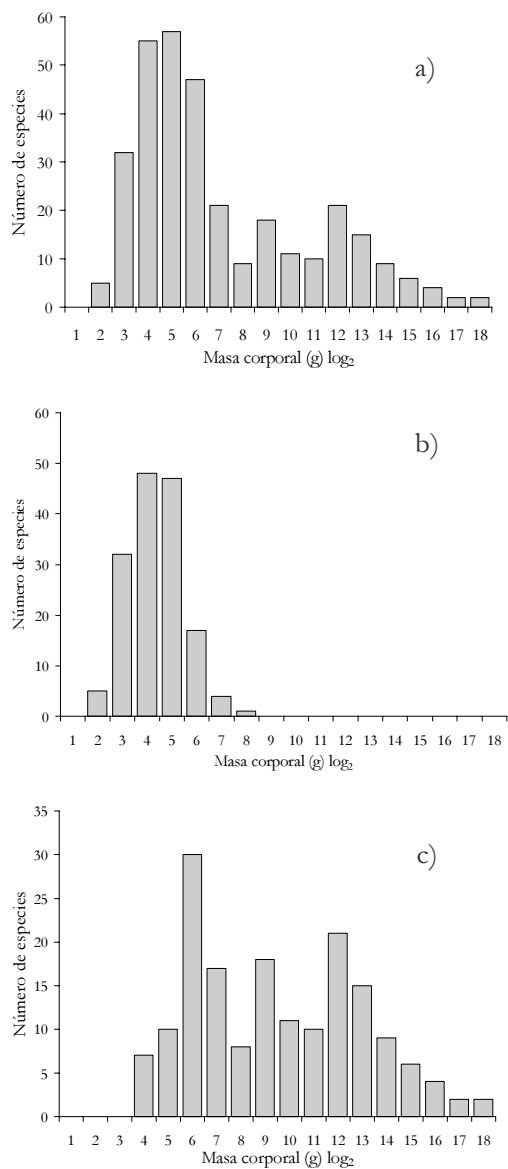


Figura 2. Distribución de frecuencias de la masa corporal (log₂ en gramos) de los mamíferos terrestres de Venezuela. (a) total , (b) voladores, (c) no voladores.

Cuadro 3. Especies endémicas de mamíferos terrestres de Venezuela.

	Localidad tipo
DIDELPHIMORPHIA	
<i>Marmosops cracens</i>	Cerca de La Pastora, Falcón.
CHIROPTERA	
<i>Lonchorhina fernandezii</i>	NE Puerto Ayacucho, Amazonas.
ARTIODACTYLA	
<i>Mazama bricenii</i>	Páramo de la Culata, Mérida.
RODENTIA	
<i>Proechimys urichi</i>	Quebrada Seca, Sucre.
<i>Rhipidomys venustus</i>	
<i>Rhipidomys wetzelii</i>	
<i>Thomasomys vestitus</i>	Río Milla, Mérida.
<i>Sciurus flammifer</i>	Valle de Caura, Bolívar.
<i>Neusticomys mussoi</i>	Río Potosí, SE Pregonero, Tachira.
<i>Ichthyomys pitteri</i>	
LAGOMORPHA	
<i>Sylvilagus varynaensis</i>	NE Sabaneta, Barinas.

La distribución de frecuencia de las masas corporales de las especies terrestres (expresados como $\log_2$), tiene una marcada asimetría positiva para el total de especies, las voladoras y las no-voladoras ($D = 0.63, 0.61, 0.21$, respectivamente, $P > 0.05$; Fig. 2). Este patrón se mantiene al nivel de región biogeográfica, ya que la distribución de frecuencias es significativamente diferente de una distribución uniforme (Fig. 3). Esto es lo que se esperaría, ya que estudios a diferentes escalas han mostrado que la distribución de frecuencias del peso corporal es asimétrica positiva con una moda hacia tamaños pequeños, a escalas regionales y continentales. A escalas locales la distribución de frecuencia se vuelve uniforme (e.g. Brown y Nicoletto, 1991; Marquet y Cofré, 1999; Ruggiero, 1994).

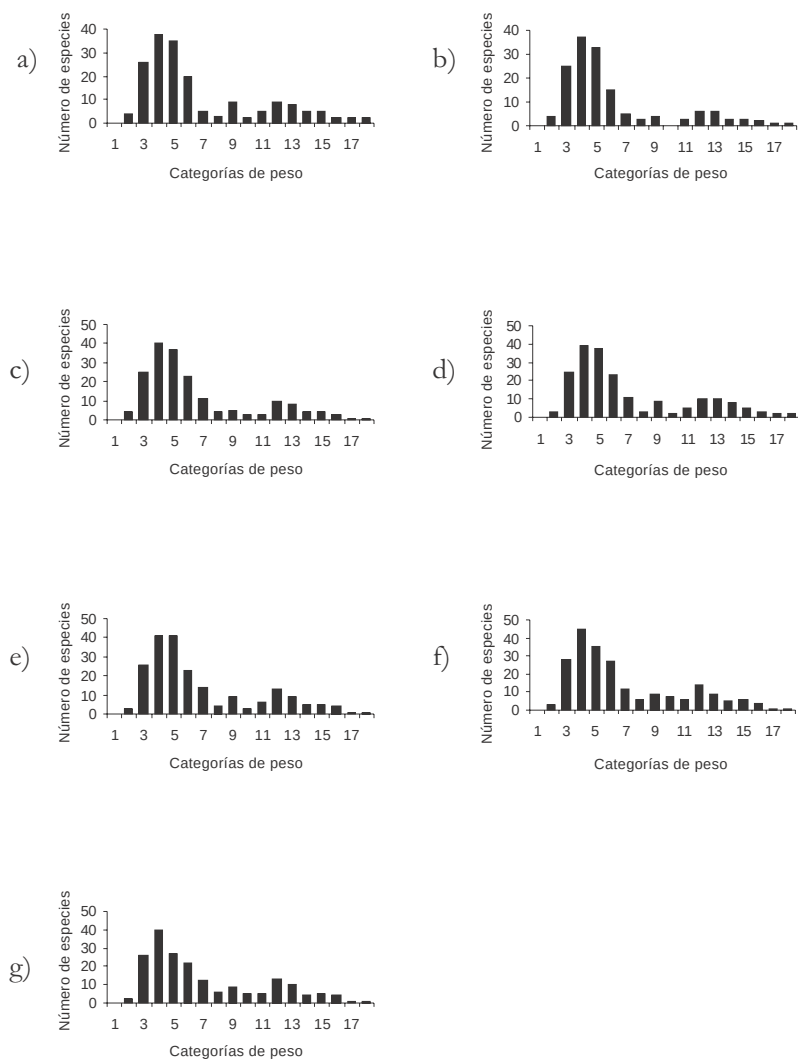


Figura 3. Distribución de frecuencias de la masa corporal ($\log_2$ en gramos) de los mamíferos terrestres de las ecoregiones de Venezuela. (a) Cuenca de Maracaibo, (b) Zona Árida de Falcón, (c) Cordillera de la Costa Norte, (d) Región Andina, (e) Llanos, (f) Guyana y (g) Amazonía.

DISTRIBUCIÓN Y ZOOGEOGRAFÍA

La mayoría de las especies de Venezuela tiene una distribución amplia, que se extiende a otros países a través de los ecosistemas tropicales como las selvas amazónicas o templados como los páramos andinos (Eisenberg, 1989). Alrededor del 4% de las especies son endémicas del país (cuadros 1 y 3). El mayor número de especies endémicas pertenece al orden Rodentia; otros cinco órdenes (Didelphimorphia, Chiroptera, Artiodactyla, Sirenia y Lagomorpha) tienen una especie endémica. Las especies endémicas no difieren significativamente en el peso corporal promedio de las especies no endémicas ($t = 0.08$, $P > 0.05$).

La densidad de especies de mamíferos totales por cuadrante (1 x 1 grado de longitud y latitud) es alta con un mínimo de 142 y un máximo de 206 (Fig. 3). La alta riqueza de especies de mamíferos de Venezuela parece estar relacionada más con una elevada riqueza local (diversidad alfa) y un alto recambio espacial (diversidad beta) en el número de especies. Los cuadrantes con mayor número de especies se encuentran al sur del Lago Maracaibo y asociados con las regiones biogeográficas de la Cuenca del Maracaibo, Andina y Llanos. Le siguen en riqueza de especies los que se encuentran asociados a las regiones de Guyana y del Amazonas. Los cuadrantes con riqueza más baja se ubican en la región árida de Falcón, que presenta, sin embargo, un número relativamente alto de especies endémicas como *Marmosops cracens* (Ceballos, 1995; Eisenberg, 1989).

El número de especies de distribución restringida, es decir menor de 50,000 km², por cuadrante varía entre un mínimo de cero y un máximo de seis (Fig. 4). Los cuadrantes con mayor número de especies de distribución restringida se encuentran al sur del lago Maracaibo. Los cuadros con menor número de especies se asocian por ejemplo a la región de la Cordillera de la Costa Norte, Maracaibo, y al sur de la región del Amazonas. El 59% de los cuadrantes no poseen especies de rango restringido.

CONSERVACIÓN

Alrededor del 8% de los mamíferos de Venezuela presenta algún grado de amenaza según UICN (cuadro 4). De ellos, los órdenes más amenazados son Chiroptera (6 spp) y Rodentia (6 spp). Esto representa el 3.9% de las especies del orden Chiroptera y el 7.2% de las especies del orden Rodentia. El 41.7% de las especies endémicas se encuentran amenazadas. Las especies en peligro son significativamente más grandes que las especies sin ningún grado de amenaza ($t = 2.19$, $P = 0.018$).

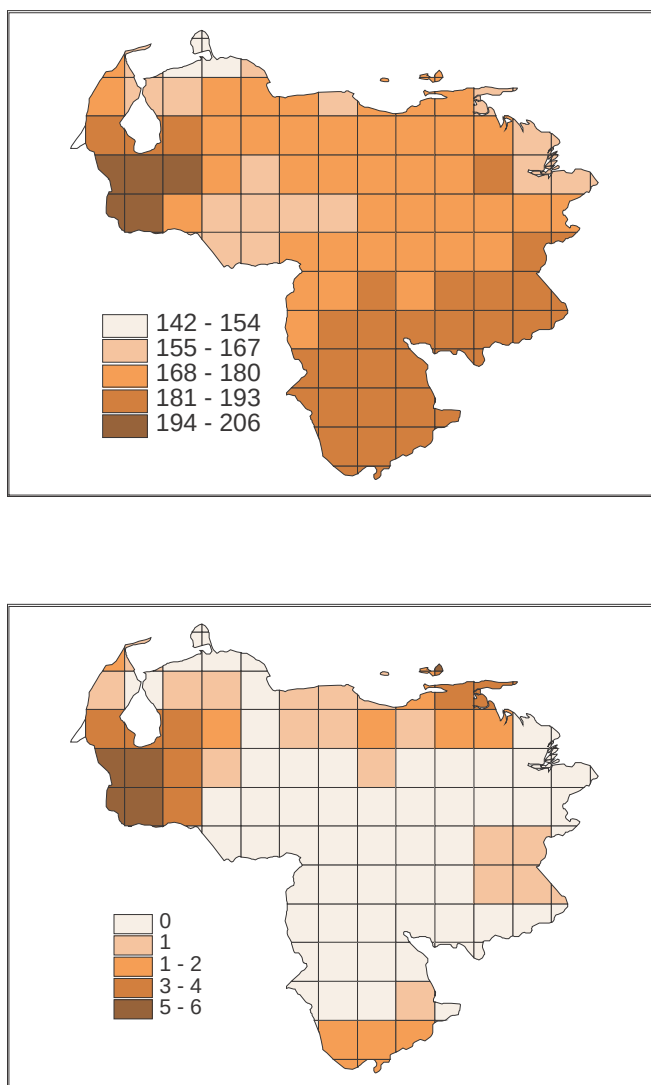


Figura 4. Riqueza de especies de mamíferos terrestres (superior) y especies de distribución restringida (inferior) en cuadros de 1 x 1 grado (latitud x longitud) de Venezuela.

Cuadro 4. Especies de mamíferos de Venezuela en peligro de acuerdo a UICN (Hilton-Taylor, 2000); no se incluyen las especies de cetáceos. EN = en peligro, VU = vulnerable; * = endémica. DH= destrucción del hábitat; CA = cacería; CO = contaminación.

	Status	Causas de la extinción
DIDELPHIMORPHIA		
<i>Gracilinanus dryas</i>	VU	DH
<i>Marmosa xerophila</i>	EN	DH
<i>Marmosops cracens</i> *	EN	DH
XENARTHRA		
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	VU	DH CA
<i>Priodontes maximus</i>	EN	DH CA
CHIROPTERA		
<i>Diclidurus ingens</i>	VU	DH?
<i>Saccopterys gymnura</i>	VU	DH
<i>Leptonycteris curasoae</i>	VU	DH
<i>Lonchorhina fernandesi</i> *	VU	DH
<i>Scleronycteris ega</i>	VU	DH
<i>Tonatia carrikeri</i>	VU	DH
PRIMATES		
<i>Ateles belzebuth</i>	VU	DH CA
<i>Ateles hybridus</i>	VU	DH CA
<i>Lagothrix lugens</i>	VU	DH CA
SIRENIA		
<i>Trichechus inunguis</i>	VU	DH CA CO
<i>Trichechus manatus</i>	VU	DH CA CO
CARNIVORA		
<i>Pteronura brasiliensis</i>	EN	DH CA CO
<i>Speothos venaticus</i>	VU	DH
<i>Tremarctos ornatus</i>	VU	DH CA

Cuadro 4. Continuación...

	Status	Causas de la extinción
RODENTIA		
<i>Aepeomys lugens</i>	VU	DH
<i>Sphiggurus vestitus</i>	VU	DH
<i>Dinomys branickii</i>	EN	DH CA
<i>Ichthyomys pitteri</i> *	VU	DH
<i>Neusticomys mussoi</i> *	EN	DH
<i>Neusticomys venezuelae</i> *	EN	DH

El número de especies en riesgo de extinción es bajo, debido a que sólo hemos considerado a las especies en la lista internacional de la UICN. Es probable, sin embargo, que muchas otras especies se encuentren en peligro de extinción en Venezuela, a pesar de tener poblaciones viables en otros países. El mayor número de especies consideradas en peligro corresponde a los órdenes Chiroptera y Rodentia, que son los de mayor número de especies en el país. Esto es contrastante con las clasificaciones de especies en otros países, en donde los murciélagos y roedores están subestimados, y donde prevalecen las especies conspicuas como carnívoros (Ceballos y Brown, 1995; Hilton-Taylor, 2000). En este sentido es importante destacar que las especies endémicas de Venezuela se encuentran bien representadas en la lista de la UICN, con un 41.7% de dichas especies consideradas con algún grado de amenaza.

Existe una baja densidad de especies en peligro por cuadrante, que parece ser el reflejo del bajo número de especies de la mastofauna venezolana que se encuentran con algún grado de amenaza según la UICN (Fig. 5). El número mínimo de especies por cuadrante es de cuatro y el máximo es de 13. Los cuadrantes con mayor número de especies se encuentran asociados a la región de Maracaibo por un lado y a las regiones de Guyana y del Amazonas por el otro.

Considerando los patrones espaciales en la diversidad de especies y teniendo en cuenta la complementariedad entre cuadrantes (Fig. 6), sólo 13 de éstos son necesarios para conservar el 100% de los mamíferos de Venezuela. El bajo número de cuadrantes necesarios para conservar la totalidad de los mamíferos venezolanos

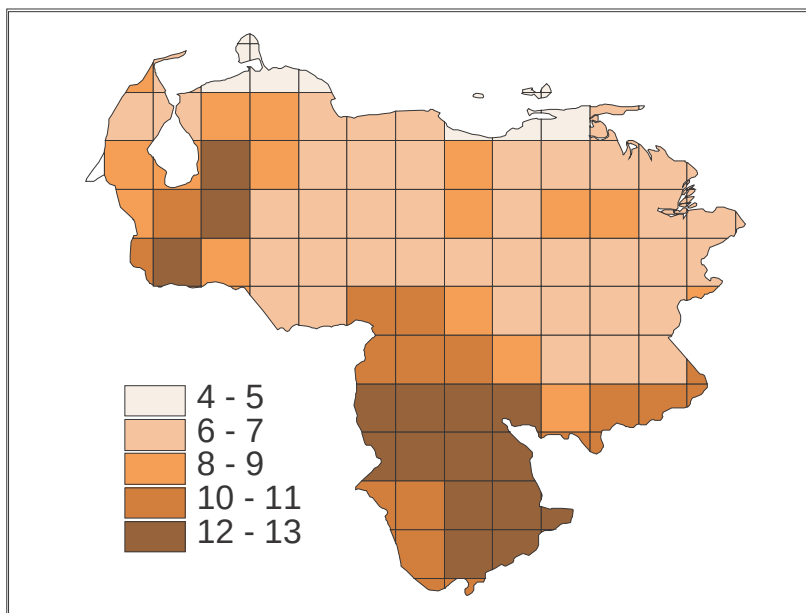


Figura 5. Número de especies de mamíferos terrestres amenazados según UICN presentes en cuadrantes de 1 x 1 grado (latitud longitud) de Venezuela.

facilitaría una estrategia nacional de conservación con base en la selección de áreas de reserva (ver también Rodríguez y Rojas-Súarez, 1996).

Los problemas más importantes para la conservación de los mamíferos en particular y de la diversidad biológica de Venezuela en general son similares a los que ocurren en otros países del Neotrópico. El crecimiento de la población humana y la desigualdad social son los factores principales de amenaza. Estos factores se traducen en enormes tasas de deforestación, explotación indiscriminada de especies y contaminación entre otras. La enorme riqueza biológica de Venezuela está en peligro. El país debe realizar esfuerzos importantes para conservar esta singularidad, de la cuál depende, paradójicamente el bienestar de la población.

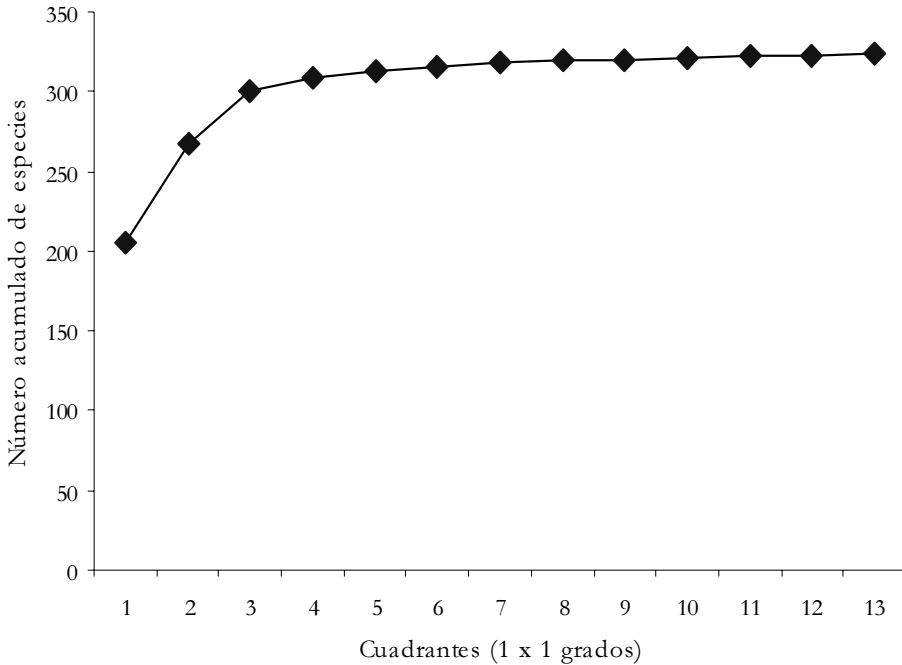


Figura 6. Curva de complementariedad para la riqueza de especies total de los mamíferos terrestres de Venezuela.

ABSTRACT

The Venezuelan mammals include 325 terrestrial species, 4% of which are endemic. Chiroptera and Rodentia are the orders with more genus and species, while Phillostomidae and Muridae are the best represented families. The mammal species composition of Venezuela is not a random sample of the mammals of the South American Continent; there are more species of bats and less of rodents and primates than expected by chance. The land mammals of Venezuela show a mean biomass of $3,460 \pm 16,573$ g, with a minimum weight of 3 g (*Furipterus horrens*) and a maximum of 200,000 g (*Tremarctos ornatus*). The frequency distribution of body masses (total, bats, and non-flying) is markedly right-skewed. The analysis of quadrants (1 x 1 degrees) shows that the species density is high, with a minimum value of 142 and a maximum of 206 species.

The quadrants with highest species richness are located south of Maracibo Lake, followed by quadrants corresponding to the Guayana Highlands and the Amazon Lowlands. Around 8% of mammal species are threatened in some degree, and the richness of threatened species per quadrant is low. The reduced number of quadrants needed to conserve the total mammal diversity of Venezuela (13), would facilitate a national conservation strategy based on the selection of reserve areas. The most important problems for the conservation of mammals and biological diversity of Venezuela are similar to those faced by other Neotropical countries.

LITERATURA CITADA

- Aguilera, M. (Ed). 1985. *El estudio de los mamíferos de Venezuela: Evaluación y perspectivas*. Fondo editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Bisbal, F.J. 1989. Distribution and habitat association of the carnivores in Venezuela. Pp. 339-362, en: *Advances in Neotropical Mammalogy* (Redford, K. H. y Eisenberg, J. F, eds.). Sandhill Crane Press, INC., Gainesville, Florida.
- Braza, F., F. Alvarez y T. Azcárate. 1983. Feeding habits of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela. *Mammalia*, 47:205-214.
- Brown, J.H. y P.F. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *American Naturalist*, 138:1478-1512.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in Neotropical Deciduous Forests. Pp. 195-220, en: *Seasonally Dry Tropical Forests* (Bullock, S., E. Medina, y H. Mooney, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ceballos, G. y J. H. Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology*, 9:559-568.
- Difrieri, H.A. 1980. *Geociencia II. Pueblo y países*. Cuántica Editorial, Buenos Aires.
- Durant, P. y M.A. Guevara. 2001. A new rabbit species (*Sylvilagus*, Mammalia: Leporidae) from the lowlands of Venezuela. *Revista Biología Tropical*, 49:369-381.
- Eisenberg, J. F. 1989. *Mammals of the neotropics. The northern neotropics: Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana*. Volumen 1. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Eisenberg, J. F. y K.H. Redford. 1979. A biogeographic analysis of the mammalian fauna of Venezuela. Pp. 31-38, en: *Vertebrate ecology in the northern Neotropics*. (Eisenberg, J. F., ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- FUDECI. 1992. *Felinos de Venezuela*. Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas.
- Gardner, A. 1989. Two new mammals from southern Venezuela and comments on the affinities of the highland fauna of Cerro de la Neblina. Pp. 411-424, en: *Advances in Neotropical Mammalogy*. (Redford, K. H. y J. F. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press INC., Gainesville, Florida.

- Handlley, C. O. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 20:1-91.
- Hilton-Taylor, C. (Ed.) 2000. *2000 IUCN red list of threatened species*. IUCN, Gland, Suiza.
- Linares, O. J. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas.
- Linares, O. J. y J. Ojasti. 1971. Una nueva especie de murciélago del género *Lonchorhina* (Chiroptera: Phyllostomidae) del sur de Venezuela. *Novedades Científicas, Serie Zoología*, 36:1-8.
- Marquet, P. A. y H. Cofré. 1999. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: a macroecological approach. *Oikos*, 85:299-309.
- Mittermeier, R. A., P. Robles Gil y C. Goettsch-Mittermeier. 1997. *Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo*. CEMEX, México, D.F.
- Mondolfi, E. y R. Hoogersteijn. 1986. Notes on the biology and status of the jaguar in Venezuela. Pp. 85-124, en: *Cats of the world: biology, conservation, and management* (Miller, D. S. y D. D. Everett, eds). National Wildlife Federation, Washington, D.C.
- Pérez-Hernández, R. 1989. Distribution of the family didelphidae (Mammalia-Marsupialia) in Venezuela. Pp. 363-410, en: *Advances in Neotropical Mammalogy*. (Redford, K. H. y J. F. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press INC., Gainesville, Florida.
- Pérez-Hernández, R., P. Soriano y D. Lew. 1994. *Marsupiales de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, Editorial Arte, Caracas.
- Reig, O. A. y M. Useche. 1976. Diversidad cariotípica y sistemática de poblaciones venezolanas de *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae), con datos adicionales sobre poblaciones de Perú y Colombia. *Acta Científica Venezolana*, 27:132- 140.
- Rodríguez, J. P. y F. Rojas-Suárez. 1996. Guidelines for the design of conservation strategies for the animals of Venezuela. *Conservation Biology*, 10:1254-1258.
- Ruggiero, A. 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography*, 21:545-559.
- Sunquist, M. E., F. Sunquist y D. Daneke. 1989. Ecological separation in a venezuelan llanos carnivore community. Pp. 197-232, en: *Advances in Neotropical Mammalogy*. (Redford, K. H. y J. F. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press INC., Gainesville, Florida.
- Wilson, D. E. y D.M. Reeder. 1993. *Mammals species of the world: A taxonomic and geographic reference*. Segunda edición. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

