

LOS ENSAMBLAJES DE MURCIÉLAGOS (MAMMALIA: CHIROPTERA) DE LA SERRANÍA DE LA LINDOSA SON DIVERSOS Y HETEROGÉNEOS

The bat assemblages (Mammalia: Chiroptera) of the Serranía de La Lindosa are diverse and heterogeneous

Darwin M. MORALES-MARTÍNEZ¹ , Hugo F. LÓPEZ-ARÉVALO² , Olga L. MONTENEGRO² 

¹Grupo de Fauna, Programa de Ecosistemas y Recursos Naturales, Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Calle 20 No 5-44, Bogotá, Colombia

²Grupo de Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 45 No 26-85, Bogotá, Colombia

*For correspondence: dmmoralesmar@gmail.com

Received: 04th April 2019, Returned for revision: 10th July 2019, Accepted: 02nd September 2019.

Associate Editor: Francisco José Martínez Pérez.

Citation/Citar este artículo como: Morales-Martínez DM, López-Arévalo HF, Montenegro OL. Los ensamblajes de murciélagos de la Serranía de La Lindosa son diversos y heterogéneos. Acta Biol Colomb. 2020;25(3):322-332. Doi: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v25n3.78886>

RESUMEN

La Serranía de La Lindosa es una formación geomorfológica que presenta heterogeneidad en sus coberturas vegetales. Esta zona se encuentra en una situación contradictoria debido a que presenta una elevada biodiversidad, sin embargo, es uno de los actuales focos de deforestación más grandes de Colombia. A pesar de que se espera una alta diversidad de murciélagos en La Lindosa existe poca información publicada sobre este grupo. Este trabajo presenta los resultados de inventarios de murciélagos realizados durante cinco años en la Serranía de la Lindosa. Se compara la diversidad (riqueza, composición y estructura) de los ensamblajes de murciélagos en dos tipos principales de cobertura vegetal, los bosques húmedos y las sabanas casmófitas. Los inventarios recogen información de 735 murciélagos capturados, correspondientes a 46 especies. De estas, 14 especies se encontraron solamente en sabanas casmófitas, 11 en bosques húmedos y 19 en los dos tipos de vegetación. De esta manera, se evidencia una alta complementariedad en la composición de especies de murciélagos entre los dos tipos de vegetación. Adicionalmente, la estructura de los ensamblajes de murciélagos varió entre los dos ambientes. La abundancia entre las especies es más homogénea en las sabanas casmófitas con un mayor número de especies raras comparado con los bosques húmedos. En general, la alta diversidad de murciélagos de la Serranía de La Lindosa puede estar relacionada con la heterogeneidad en la vegetación, la presencia de diferentes tipos de cuevas, y la historia evolutiva de las especies de murciélagos asociados a la Región Guayana.

Palabras clave: Amazonía, diversidad verdadera, ecología, Guayana, neotrópico.

ABSTRACT

The Serranía La Lindosa is a geomorphological formation with land cover heterogeneity. This area faces a contradictory situation because it has high biodiversity and provides several ecosystem services, and yet it is one of the current largest deforestation sites in Colombia. Bats is a taxonomic group with high expected diversity in La Lindosa, but there is little published information about this group. This paper presents the results of bat inventories carried out during five years in the Lindosa mountain range. Additionally, diversity is compared in terms of species richness, composition, and structure of bat assemblies in two main types of vegetation cover evident in the area, which are humid forests and casmophytic savannas. Inventories collected information on 735 captured bats, corresponding to 46 species. Of these, 14 species were found only in casmophytic savannas, 11 in humid forests, and 19 in both types of vegetation. Thus, there is high complementarity in bat species composition between the two vegetation types. Additionally, the structure of bat assemblies varied between the two environments, with a proportional distribution of species abundance more homogeneous in casmophytic savannas than in forests. Besides, a higher number of rare species was found in casmophytic savannas. In general, the high diversity of bats of the Serranía de La Lindosa could be associated with vegetation heterogeneity, presence of different cave types and evolutionary history of bat species associated with the Guayana Region.

Keywords: Amazon, ecology, Guiana, neotropics, true diversity.

INTRODUCCIÓN

La Serranía de La Lindosa se ubica en la parte más occidental de la región Guayana, en el departamento del Guaviare en Colombia. Esta serranía tiene una extensión aproximada de 12 000 hectáreas, las cuales abarcan una altitud entre los 225 m s. n. m. hasta los 470 m s. n. m. La Lindosa exhibe varios tipos de ecosistemas con diferente filiación biogeográfica, donde convergen tres regiones principales: la Orinoquía, la Amazonía y la Guayana, constituyéndose como una zona heterogénea (Cárdenas-López *et al.*, 2008). Esta serranía tiene formaciones rocosas Guayanas que tienen poca representatividad en área en Colombia y provee varios bienes y servicios a escala local y regional. Sin embargo, en la actualidad los ecosistemas presentes en esta serranía están inmersos en uno de los mayores nodos de deforestación en Colombia, y la región en general tiene alta vulnerabilidad relacionada con la explotación de canteras, la ganadería extensiva y las quemadas para la expansión agropecuaria (Cárdenas-López *et al.*, 2008).

Tanto la región Guayana como el departamento del Guaviare y la Serranía de la Lindosa, son áreas con pocos inventarios de mamíferos y con pocos registros en colecciones (Hernández-Camacho *et al.*, 1992; Etter, 2008). Las expediciones a la Serranía de La Lindosa se incrementaron hace menos de una década; sistemáticamente instituciones como la Universidad Nacional de Colombia, el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, el Field Museum y la Fundación para la Conservación y el Desarrollo Sostenible han logrado recopilar datos y permitido conocer más a fondo su diversidad. Sin embargo, a la fecha no existen análisis de la estructura y composición de los ensamblajes de murciélagos en la zona. Las publicaciones se limitan a listados de especies a escala local (Agudelo *et al.*, 2018) y para la región de la Guayana (Trujillo *et al.*, 2018), con una limitación temporal y con incertidumbre taxonómica debido a que se presentan identificaciones erróneas (ver Morales-Martínez y López-Arévalo, 2018) y no presentan especímenes de referencia de los mismos, lo que dificulta su comparación e inclusión dentro de las listas de especies regionales.

Los murciélagos poseen una variabilidad morfológica y comportamental que promueve el uso diferencial del espacio (Kalko *et al.*, 1996) y el desarrollo de diversas funciones ecológicas dentro de los ecosistemas (Kunz *et al.*, 2011). En Colombia, este grupo tiene una alta diversidad (209 especies, Ramírez-Chaves *et al.*, 2019) con su posible mayor expresión, según modelos de distribución, en la zona norte de la Amazonía que corresponde a la provincia de la Guayana (Mantilla-Meluk *et al.*, 2009; Mantilla-Meluk *et al.*, 2014), donde está inmersa la Serranía de La Lindosa. Se estima que en otras áreas de la Guayana la distribución de la diversidad de mamíferos está relacionada con una alta heterogeneidad de los hábitats (tipos de coberturas vegetales), donde, aquellos con mayor complejidad estructural (mayor

estratificación vertical), como los bosques de galería, poseen los más altos valores de diversidad (Sánchez-Palomino *et al.*, 1996). La Serranía de la Lindosa presenta varios tipos de coberturas vegetales tanto boscosas como arbustivas y de sabana (Barona-Colmenares *et al.*, 2018) y su ubicación geográfica en la provincia de la Guayana la hace idónea para determinar la riqueza y estructura de los ensamblajes de murciélagos y evaluar cómo varían éstos en relación con los cambios en los tipos de vegetación. Así, este trabajo pretende determinar la riqueza de murciélagos en la Serranía de La Lindosa y evaluar su cambio en composición y estructura en sitios que exhiben dos tipos de coberturas vegetales contrastantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Serranía de La Lindosa presenta un régimen hídrico monomodal con precipitación promedio anual de 2800 mm, con un periodo seco entre noviembre y febrero y un periodo de lluvias entre marzo y octubre. La Serranía presenta un conjunto de ecosistemas como bosques de tierra firme, bosques de galería, ecosistemas herbáceos y arbustivos asociados a formaciones rocosas y sabanas de origen antrópico, además de una red de cavernas, cárcavas y escarpes rocosos (Cárdenas-López *et al.*, 2008). Geológicamente, las formaciones rocosas de la Serranía hacen parte de la formación geológica Araracuara y se estima que tiene una edad aproximada de 467 Ma correspondiendo al Ordovícico medio, rodeada de formaciones como la Sienita Nefelínica de San José del Guaviare y rocas sedimentarias del Terciario (Cárdenas-López *et al.*, 2008).

Tipos de cobertura y muestreo de murciélagos

Los muestreos de murciélagos se realizaron tanto en coberturas de sabana abierta, como de bosques y se clasificaron dentro de dos conjuntos: “sabana casmófita” y “bosque húmedo” respectivamente.

Sabana casmófita: este término fue utilizado por Cuatrecasas (1958) para referirse a un tipo especial de vegetación mencionada como “sabana” presente en lo alto de cerros y mesetas aisladas en la región Guayana. Esta vegetación se encuentra sobre rocas de arenisca y predomina un matorral de tipo xeromorfo, con arbustos y arbolitos de hojas coriáceas y plantas arrosetadas (Cuatrecasas, 1958). A esta vegetación también se le denomina herbazales y arbustales sobre afloramientos rocosos (Barona-Colmenares *et al.*, 2016). Estos se caracterizan por presentar vegetación dispersa con abundancia de pastos de los géneros *Andropogon*, *Eragrostis* y *Panicum* y arbustos de pequeño porte como *Hevea nitida* Mart. ex Müll. Arg., acompañado de *Simarouba amara* Aubl., 1811, *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand, 1873

y *Chaunochiton angustifolium* Sleum. y plantas especializadas de estos ambientes de estrés como *Vellozia tubiflora* (A.Rich.) y *Puya floccosa* (Linden) (Barona-Colmenares *et al.*, 2018). En general, la estructura de la vegetación se caracteriza por estar conglomerada en parches dispersos sobre una matriz de suelo rocoso sin vegetación que cubre entre el 60 % y el 70 % del área. Las coberturas boscosas tienen poca cobertura (30 % - 40 %) caracterizada por árboles delgados con diámetros a la altura del pecho entre 30 y 100 mm, con un dosel irregular que no supera los 8 m de altura (Giraldo-Cañas, 2001). Sin embargo, predominan herbazales y arbustales los cuales tienen alturas de hasta 2,5 m (Barona-Colmenares *et al.*, 2018). Estas sabanas son ambientes abiertos con estratificación vertical incipiente, comparados con los bosques húmedos (Fig. 1b).

Bosque húmedo: aquí se incluyen los bosques altos de ladera y bosques de tierra firme adyacente a las partes

bajas de las serranías. Dentro de las especies de árboles más representativas de estos tipos de cobertura se encuentran especies como *Pseudolmedia laevis* J.F.Macbr., *P. laevigata* Trecul e *Iryanthera laevis* Markgr y varias especies de los géneros *Ficus* y *Virola*; también hay presencia de palmas como *Euterpe precatória* Mart., *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav., y *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Barona-Colmenares *et al.*, 2018). Estos son bosques bien estructurados, densos, con la presencia de dos o tres estratos verticales, un dosel bien definido sobre una altura entre los 20 m y los 25 m de altura, poco epifitismo (Barona-Colmenares *et al.*, 2018) y presencia de árboles con diámetros a la altura del pecho mayores a 10 cm. Dentro de los bosques pueden observarse rocas de hasta 4-5 metros de alto sobre las que crece vegetación tanto arbórea como arbustiva (Fig. 1c).

En este trabajo analizamos la información de siete muestreos independientes realizados entre los años 2012 y

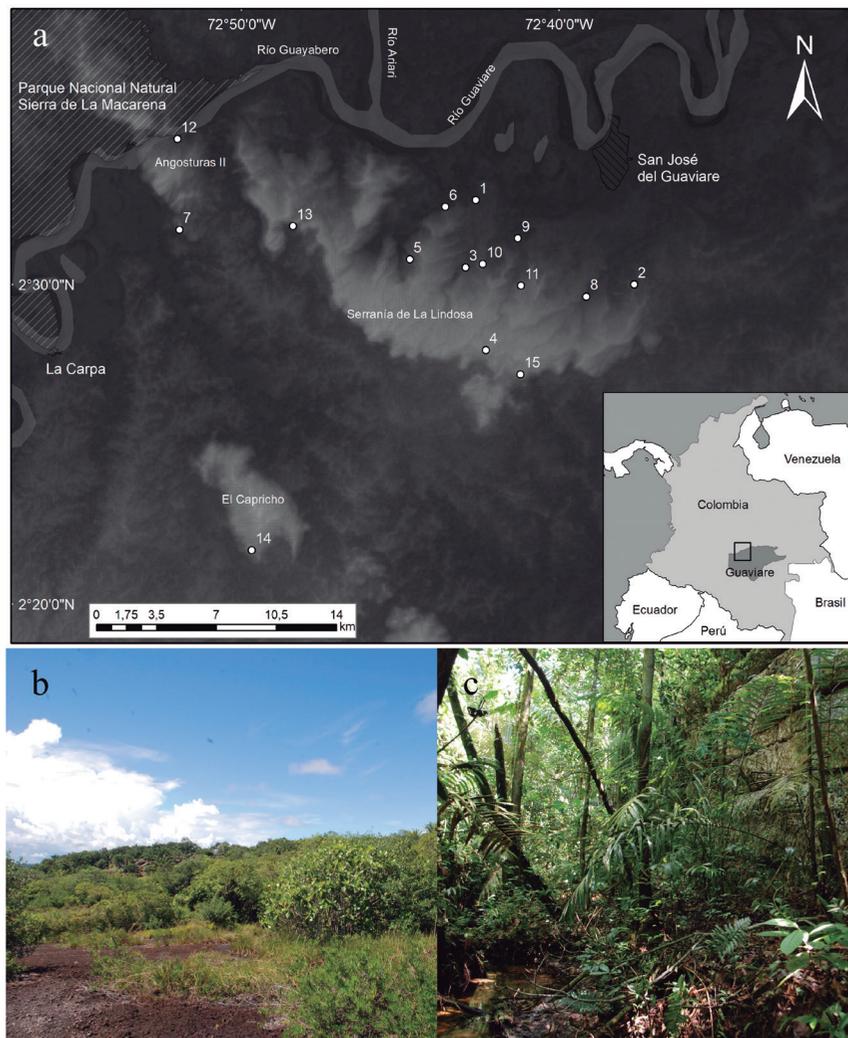


Figura 1. a. Mapa de la ubicación de las quince localidades muestreadas en la Serranía de La Lindosa. 1. Picapiedra. 2. El Diamante de Las Aguas. 3. Tranquilandia. 4. Ciudad de Piedra. 5. Las Delicias. 6. La Pradera. 7. Cerro Pinturas (Cerro Azul). 8. Pozos Naturales. 9. Aqua Fresh. 10. Puerta de Orión. 11. Los Túneles. 12. Angosturas II. 13. Los Alpes. 14. El Capricho. 15. La Pizarra. **b y c.** Tipos de coberturas vegetales muestreadas en la Serranía de La Lindosa. b. Sabanas casmófitas. c. Bosques húmedos.

2017, cinco de ellos llevados a cabo durante la práctica de campo de la asignatura “Taxonomía animal” del departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia entre los años 2012 y 2014; un inventario rápido hecho por *The Field Museum* en el año 2016 y un inventario realizado por el Instituto Científico de Investigaciones Amazónicas SINCHI en el año 2017. En total se muestrearon 15 sitios a lo largo de la Serranía de La Lindosa y relictos de serranías adyacentes como Angosturas II, Cerro Azul y El Capricho (Fig. 1a). Las localidades de muestreo y el tipo de cobertura (sabana casmófito o bosque húmedo) se reseñan en la Tabla 1.

La captura de murciélagos se realizó mediante el uso de redes de niebla de nueve y de 12 metros de longitud. Se ubicaron entre seis y 15 redes por noche entre los 0,5 m y los 3 m de altura desde el suelo, entre las 18 h y las 24 h. El esfuerzo de muestreo se calculó como el número de metros lineales de red por hora (metros-hora-red) con un esfuerzo total de 10 666 metros-hora-red. Se obtuvo información sobre el sexo, el estado reproductivo y la categoría de edad de todos los individuos capturados (Kunz y Parsons, 2009). Se recolectó mínimo un espécimen de referencia por cada morfotipo capturado con el fin de confirmar las identificaciones realizadas en campo. Los individuos no recolectados se marcaron pintando el antebrazo con esmalte de uñas y posteriormente se liberaron.

Los ejemplares no liberados se recolectados bajo los permisos marco de recolección de la Universidad Nacional

de Colombia o del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Todos los ejemplares se depositaron en la colección de mamíferos “Alberto Cadena García” del Instituto de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia bajo los números ICN 22302 al 22675 e ICN 23829 al 23893.

Evaluación de diversidad de murciélagos por tipo de cobertura

Representatividad del muestreo

Para determinar la representatividad del inventario se usaron curvas de cobertura del muestreo (CM %) para obtener el porcentaje de cobertura del inventario de murciélagos para los dos tipos de vegetación comparados (Chao y Jost, 2012). Para esto se utilizó el paquete de R iNEXT (Hsieh *et al.*, 2016) con 100 bootstraps para obtener intervalos de confianza del 95 %.

Composición

Se evaluaron las diferencias en la composición de los ensamblajes de murciélagos entre los tipos de cobertura (bosques húmedos versus sabanas casmófitas) a través de la riqueza de especies de murciélagos, el número de especies únicas y la abundancia de las especies. Se evaluó la abundancia de especies únicas por tipo de cobertura. Para las especies compartidas se hallaron los porcentajes de las capturas por cada tipo de hábitat con respecto al

Tabla 1. Lista y coordenadas geográficas de localidades muestreadas. Los superíndices indican la institución o el proyecto en el que estuvieron enmarcadas las salidas a la Serranía de La Lindosa: ¹ Universidad Nacional; ² *Rapid Inventory Field Museum of Natural History* (FMNH); ³ Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI.

Número	Localidades muestreadas	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Cobertura
1	Vda. El Retiro, Sendero Puentes Naturales, Picapiedra ¹	2.54400	-72.71039	200	Sabanas casmófitas
2	Vda. Agua Bonita, Reserva Natural El Diamante de las Aguas ¹	2.50000	-72.62722	236	Sabanas casmófitas
3	Vereda El Retiro, Tranquilandia ¹	2.50889	-72.71569	232	Sabanas casmófitas
4	Vda. Nuevo Tolima, Ciudad de Piedra ¹	2.46575	-72.70511	410	Sabanas casmófitas
5	Vda. El Retiro, cascada Las Delicias ¹	2.51311	-72.74500	249	Sabanas casmófitas
6	Vda. El Retiro, finca La Pradera ¹	2.54053	-72.72631	209	Sabanas casmófitas
7	Vda. Cerro Azul (Cerro Pinturas) ^{1,2}	2.52853	-72.86589	273	Sabanas casmófitas
8	Vda. La Lindosa, Pozos Naturales ¹	2.49367	-72.65231	228	Sabanas casmófitas
9	Vda. La Lindosa, Aqua Fresh ¹	2.52408	-72.68825	219	Sabanas casmófitas
10	Vda. El Retiro, Puerta de Orión ¹	2.51064	-72.70667	240	Sabanas casmófitas
11	Vda. El Retiro, Los Túneles ¹	2.49944	-72.68656	284	Sabanas casmófitas
12	Vda. El Raudal del Guayabero, Angosturas II ³	2.57586	-72.86694	220	Bosques húmedos
13	Vda. Los Alpes, Los Alpes, Finca El Porvenir, Camino a Las Delicias ³	2.53047	-72.80628	278	Bosques húmedos
14	Corregimiento de El Capricho ²	2.36147	-72.82786	349	Sabanas casmófitas
15	Vda. Nuevo Tolima, La Pizarra ²	2.45316	-72.68685	353	Sabanas casmófitas

total de capturas de la especie y se realizó un histograma comparando dichos porcentajes.

Estructura

La estructura de cada ensamblaje de murciélagos en cada cobertura se describió por medio de curvas rango-abundancia y se compararon mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras. A su vez, se comparó la estructura de los ensamblajes por medio de análisis de diversidad verdadera o número efectivo de especies (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011).

Se usaron tres valores de *q* para los análisis de diversidad verdadera: *q*0 (riqueza de especies), *q*1 (exponencial del índice de Shannon) y *q*2 (el inverso del índice de Simpson), en los cuales se emplearon los estimadores recomendados por Moreno *et al.* (2011). Para la diversidad *q*0 se utilizó el estimador no-paramétrico ACE (Chao y Lee, 1992), para *q*1 se usó un estimador del índice de Shannon mediante el cual no se requiere un conocimiento completo de la comunidad (*Bias-corrected Shannon diversity estimator*, Chao y Shen, 2003) y para *q*2 se utilizó el estimador MVUE (*Minimum variance unbiased estimator*, Chao y Shen, 2010). Estos análisis se realizaron a través del software SPADE (Chao y Shen, 2010).

RESULTADOS

Resumen del muestreo

Se capturaron 735 individuos correspondientes a 46 especies de murciélagos de cuatro familias: Emballonuridae, Molossidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae (Tabla 2). En las sabanas casmófitas se capturaron 387 murciélagos y en los bosques húmedos 337, para una cobertura de

Tabla 2. Lista de especies, número de individuos y tipo de vegetación donde fueron capturadas en la Serranía de La Lindosa.

	Acrónimo	Sabanas Casmófitas	Bosques Húmedos
Familia Emballonuridae			
<i>Cormura brevirostris</i>	C. brev	1	
<i>Peropteryx macrotis</i>	P. macr	19	2
<i>Saccopteryx bilineata</i>	S. bili	2	
<i>Saccopteryx leptura</i>	S. lept	2	
Familia Phyllostomidae			
<i>Lampronycteris brachyotis</i>	L. brac		2
<i>Micronycteris hirsuta</i>	M. hirs		1
<i>Micronycteris megalotis</i>	M. mega	3	6
<i>Desmodus rotundus</i>	D. rotu		2
<i>Lonchorhina aurita</i>	L. auri	1	

	Acrónimo	Sabanas Casmófitas	Bosques Húmedos
<i>Lonchorhina marinkellei</i>	L. mari	1	1
<i>Lonchorhina orinocensis</i>	L. orin	8	
<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	G. cren	1	2
<i>Lophostoma brasiliense</i>	L. bras	1	
<i>Lophostoma silvicolium</i>	L. silv	1	
<i>Phylloderma stenops</i>	P. sten		1
<i>Phyllostomus elongatus</i>	P. elon		6
<i>Phyllostomus hastatus</i>	P. hast	12	
<i>Phyllostomus latifolius</i>	P. lati	7	2
<i>Tonatia saurophilla</i>	T. saur		5
<i>Trachops cirrhosus</i>	T. cirr	11	10
<i>Anoura geoffroyi</i>	A. geof	6	
<i>Glossophaga soricina</i>	G. sori	15	3
<i>Hsunycteris thomasi</i>	H. thom		1
<i>Lionycteris spurrelli</i>	L. spur	1	
<i>Carollia brevicauda</i>	C. brev	89	74
<i>Carollia castanea</i>	C. cast		5
<i>Carollia perspicillata</i>	C. pers	134	155
<i>Glyphonycteris daviesi</i>	G. davi		1
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	G. sylv		1
<i>Trinycteris nicefori</i>	T. nice	2	1
<i>Artibeus lituratus</i>	A. litu	3	
<i>Artibeus obscurus</i>	A. obsc	6	5
<i>Artibeus planirostris</i>	A. plan	24	3
<i>Dermanura gnoma</i>	D. gnom	7	6
<i>Mesophylla macconnelli</i>	M. macc	3	6
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	P. infu	2	4
<i>Sturnira lilium</i>	S. lili	3	6
<i>Sturnira tildae</i>	S. tild		16
<i>Uroderma bilobatum</i>	U. bilo		3
<i>Uroderma magnirostrum</i>	U. magn	1	
<i>Vampyressa thyo</i>	V. thyo	1	2
Familia Vespertilionidae			
<i>Eptesicus chiroquinus</i>	E. chir	6	1
<i>Myotis keaysi</i>	M. keay		1
<i>Myotis riparius</i>	M. ripa	4	3
<i>Rhogessa io</i>	R. io	2	
Familia Molossidae			
<i>Molossus rufus</i>	M. rufu	8	

muestreo del 97 % en ambos casos. En general, la familia más diversa fue Phyllostomidae con 37 especies, seguida de Vespertilionidae con cinco especies, Emballonuridae con cuatro especies y finalmente Molossidae con una especie.

Composición y estructura de los ensamblajes de murciélagos en cada tipo de cobertura

Composición

En las sabanas casmófitas se registraron 35 especies de las cuales 14 se encontraron solamente en esta cobertura (Tabla 2). Las especies exclusivas de esta cobertura con mayor número de capturas fueron *Phyllostomus hastatus* con 12 individuos, *Lonchorhina orinocensis* y *Molossus rufus* con ocho y *Anoura geoffroyi* con seis. Las 11 especies restantes estuvieron representadas por menos de cuatro individuos cada una (Fig. 2). En los bosques húmedos se registraron 32 especies de los cuales 11 fueron únicas para esta cobertura (Tabla 2). El mayor número de individuos de especies exclusivas de esta cobertura correspondieron a *Sturnira tildae* con 16 individuos, *Phyllostomus elongatus* con seis individuos y *Tonatia saurophilla* con cinco individuos (Fig. 2). Por otra parte, hubo un grupo de 19 especies que se encontraron tanto en las sabanas casmófitas, como en los bosques, pero en abundancias diferentes. Por ejemplo, especies como *Peropteryx macrotis*, *Artibeus planirostris*, *Eptesicus chiroquinus*, *Glossophaga soricina*, *Phyllostomus latifolius*, *Carollia castanea* y *Trinycteris nicefori* fueron más frecuentes en sabanas casmófitas mientras que *Gadnerycteris crenulatum*, *Vampyressa thuyone*, *Platyrrhinus infuscus*, *Mesophylla macconnelli*, *Micronycteris megalotis* y *Sturnira lilium* fueron más frecuentes en bosques húmedos (Fig. 2).

Estructura

La forma de las curvas de rango-abundancia de los ensamblajes de murciélagos presentes en las sabanas y los bosques húmedos no fue significativamente diferente ($D = 0,189$, $p = 0,54$). Sin embargo, la estructura de los dos ensamblajes si fue diferente en términos de la abundancia de las especies. Las dos curvas de rango abundancia coinciden en mostrar una dominancia de dos especies del género *Carollia* (*C. perspicillata* y *C. brevicauda*; Fig. 3) tanto en las sabanas como en los bosques. Sin embargo, la dominancia de estas especies fue mucho más marcada en los bosques húmedos en comparación con las sabanas casmófitas, en donde las especies fueron más equitativas en su abundancia (Fig. 3).

Estos patrones se aprecian más claramente con los índices de diversidad verdadera, los cuales muestran que los dos ensamblajes de murciélagos son similares en la riqueza de especies (q_0 : sabanas casmófitas = 43,0 [37,4-61,6], bosques húmedos = 38,9 [34,0-55,4]; Fig. 3), pero no en las abundancias de las mismas (valores de q_1 y q_2). En las sabanas casmófitas el ensamblaje de murciélagos tuvo

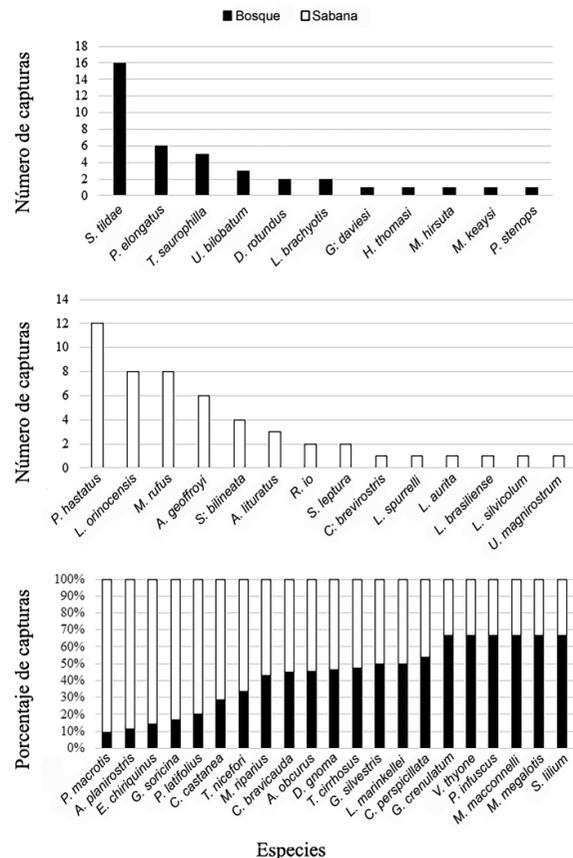


Figura 2. Comparación de las abundancias de las especies únicas para bosques húmedos (a), sabanas casmófitas (b), y la abundancia de especies compartidas (c) mostrando diferencias en composición de especies entre cada hábitat y diferentes proporciones de las capturas en las especies compartidas entre las dos coberturas.

una mayor diversidad comparada con los bosques húmedos por las siguientes dos razones: i) en las sabanas casmófitas las especies más comunes de murciélagos presentan a una menor dominancia que en los bosques húmedos (q_1 : sabanas casmófitas = 11,9 [9,8-13,9], bosques húmedos = 8,4 [6,9-10,0]; Fig. 3) y ii) en las sabanas casmófitas hubo mayor representación de especies raras (q_2 : sabanas casmófitas = 5,7 [5,3-6,1], bosques húmedos = 3,7 [3,2-4,3]; Fig. 3).

DISCUSIÓN

Las 46 especies de murciélagos encontradas en este estudio corresponden al 22 % del total de especies hasta el momento registradas en Colombia (Ramírez-Chaves *et al.*, 2019) y al 56 % de las reportadas para toda la región Guayana en el país (Trujillo *et al.*, 2018). Adicionalmente, con este estudio se duplica el número de especies de murciélagos previamente reportados para La Lindosa, el cual correspondía a 23 especies (Trujillo *et al.*, 2018).

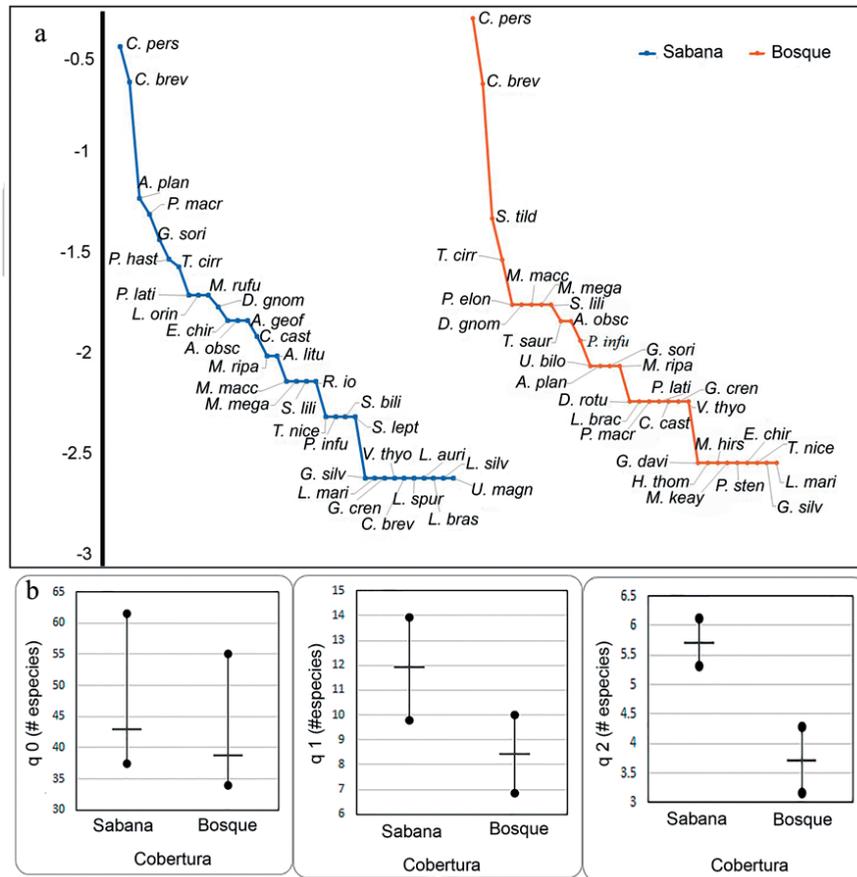


Figura 3. a. Curvas rango abundancia de los ensamblajes en las dos coberturas: Sabanas casmófitas (Sabanas) y Bosques húmedos (Bosques). Los acrónimos de las especies se presentan en la Tabla 2. b. Valores de diversidad verdadera en las dos coberturas estudiadas. q0 = riqueza de especies; q1 = exponencial del índice de Shannon; q2 = inverso del índice de Simpson.

Los datos reportados aquí apoyan las hipótesis de modelos de distribución que predicen que en términos de diversidad de mamíferos la región Guayana sería una de las que mayor riqueza tendría en Colombia (Mantilla-Meluk *et al.*, 2009; Mantilla-Meluk *et al.*, 2014). Otros inventarios en la región Guayana colombiana también han mostrado una alta riqueza de especies de murciélagos comparada con otras regiones del país. Por ejemplo, en la Curía (norte de la Serranía de la Macarena) se reportaron 44 especies (Sánchez-Palomino *et al.*, 1993) y en el sur de Chiribiquete se encontraron 46 especies (Montenegro y Romero-Ruiz, 1999), riqueza similar a la hallada en la Serranía de La Lindosa (este estudio). En contraste, se ha registrado menor riqueza de murciélagos en localidades del Chocó (30 especies; Asprilla-Aguilar *et al.*, 2007), la Amazonia sur (28 especies; Polanco-Ochoa *et al.*, 1999), el Caribe (25 especies; Díaz-Pulido *et al.*, 2014; 22 especies, Sampedro Marín *et al.*, 2007) y los Valles interandinos (19 especies, Pérez-Torres *et al.*, 2009; 24 especies García-Herrera *et al.*, 2015).

A pesar de que la diversidad de murciélagos encontrada en La Lindosa fue comparativamente más alta que en otras regiones del país, es probable que el valor real de tal

diversidad sea aún mayor. Esto se puede esperar cuando se compara con otras localidades de la cuenca amazónica fuera de Colombia, como es el caso de algunas selvas de la amazonia peruana (Ascorra *et al.*, 1993; 1996; Woodman *et al.*, 1991). Otras familias de murciélagos poco representados hasta ahora podrían completar la estimación de riqueza de especies en La Lindosa, lo que se puede lograr con esfuerzos de muestreo adicionales que incluyan no solamente las técnicas de captura con redes de niebla, que generalmente se sesgan hacia los filostómidos, sino que se sugiere complementar con otros métodos como los inventarios acústicos y la búsqueda intensiva de refugios.

Tres características de la Serranía de La Lindosa pueden tener incidencia en la alta diversidad de murciélagos encontrada: la heterogeneidad ambiental, la disponibilidad de refugios y la historia evolutiva asociada a los afloramientos rocosos de la Guayana. En primer lugar, se ha encontrado que en términos de riqueza la diversidad aumenta proporcionalmente con la heterogeneidad de los hábitats de una zona particular (MacArthur y MacArthur, 1961; Allouche *et al.*, 2012; López-González *et al.*, 2015). Se han reportado varios tipos de cobertura vegetal asociados

a la Serranía de La Lindosa, como bosques inundables amazónicos, bosques de ladera, bosques de tierra firme, bosques de galería, bosques entre fracturas de afloramiento rocoso, herbazales y arbustales de afloramiento rocoso, canaguchales, sabanas orinocenses, sabanas de pedregal y ecosistemas alterados (Barona-Colmenares *et al.*, 2018), los cuales a escala local pueden representar una alta heterogeneidad vegetal y de hábitat para las especies de murciélagos.

Con respecto a la disponibilidad de refugios la presencia de cuevas con diferentes configuraciones estructurales pueden albergar especies que prefieren este tipo de refugios, como las del género *Lonchorhina* (Mantilla-Meluk y Montenegro, 2016), así como de especies que ocasionalmente los usan, como por ejemplo especies de los géneros *Cormura*, *Peropteryx*, *Saccopteryx*, *Micronycteris*, *Desmodus*, *Phyllostomus*, *Anoura*, *Glossophaga*, *Lionycteris* y *Trinycteris*, entre otros. Finalmente, la historia evolutiva asociada a los afloramientos rocosos de la Guayana está ligada a la presencia de especies típicas de estos ecosistemas, como *Lonchorhina marinkellei*, *Lonchorhina orinocensis* (Morales-Martínez y López-Arévalo, 2018) y *Phyllostomus latifolius*. Además, esta región es considerada como el centro de la radiación de especies de la familia Emballonuridae, dado que alberga un número significativo de sus especies (Lim, 2007; Mantilla-Meluk *et al.*, 2014).

Por otra parte, en este trabajo se encontraron diferencias a nivel local en la composición de especies de murciélagos entre los bosques húmedos y las sabanas casmófitas, que reflejan una alta complementariedad entre estos dos ambientes. De las 46 especies de quirópteros reportadas, 13 estuvieron presentes solamente en bosques húmedos y 15 solamente en sabanas casmófitas. Estas diferencias en composición las atribuimos principalmente a las diferencias en los tipos de cobertura vegetal. Las sabanas casmófitas (herbazales y arbustales) son ambientes más abiertos con una vegetación baja (menor a 8 m) sin estratificación vertical, mientras que los bosques húmedos tienen muchos elementos arbóreos, con alturas de 20-25 metros, con múltiples estratos verticales y en general con coberturas mucho más cerradas. Esta combinación de ambientes contrastantes puede influir en un aumento de la diversidad de murciélagos en La Lindosa, como también se ha sugerido para el sur de la Serranía de Chiribiquete (Montenegro y Romero-Ruiz, 1999) y en general, podría aplicar a otras localidades guayanesas.

Además de la composición, la estructura y diversidad verdadera de los murciélagos que habitan en los dos tipos de cobertura variaron. En primer lugar, los resultados muestran que la riqueza de especies es similar entre las dos coberturas (valores de q_0). Sin embargo, los valores de diversidad teniendo en cuenta las abundancias de las especies de murciélagos muestran que las sabanas casmófitas, que son estructuralmente menos complejas (coberturas abiertas y con menos estratificación vertical), presentaron los

mayores valores de diversidad (valores de q_1 y q_2), con respecto a los bosques húmedos que tienen una cobertura vegetal continua y una marcada estratificación vertical. Este patrón no coincide con otros estudios como el de Sánchez-Palomino *et al.* (1996) en la Serranía de la Macarena. Sin embargo, es necesario considerar que los bosques de galería de la Serranía de la Macarena y los bosques de tierra firme inventariados por nosotros son sustancialmente diferentes en términos de composición de la vegetación. Otros trabajos sobre bosques riparios han mostrado altos valores de diversidad en los ensamblajes de murciélagos (Morales Martínez *et al.*, 2018), e incluso pueden tener ensamblajes de murciélagos funcionalmente más diversos que en las matrices de bosque continuo (Carrasco-Rueda y Loiselle, 2019), como las muestreadas en este estudio.

Las principales diferencias en los ensamblajes de murciélagos entre las coberturas de sabanas casmófitas y bosques húmedos se encuentran en la dominancia de las especies comunes y la incidencia de las especies raras. En términos de composición y de estructura uno de los grupos que más aporta a las diferencias entre los dos ensamblajes son los murciélagos insectívoros, tanto aéreos como de follaje. Así, en sabanas casmófitas, que son coberturas abiertas, se encuentran nueve de las diez especies de insectívoros aéreos con abundancias medias y altas (*C. brevirostris*, *P. macrotis*, *S. billineata*, *S. leptura*, *E. chiriquinus*, *M. riparius*, *R. io* y *M. rufus*) y tres especies de murciélagos del género *Lonchorhina* que son típicos de estas coberturas (Morales-Martínez y López-Arévalo, 2018), mientras que en la cobertura de bosques húmedos estas especies no se capturan con frecuencia. Los murciélagos insectívoros aéreos son también comunes en otros tipos de ecosistema de sabana donde presentan alta abundancia, como en la sabana inundable en Colombia (Morales Martínez *et al.*, 2018) y en las sabanas de Bolivia (Aguirre *et al.*, 2003). En la cobertura de bosque húmedo los murciélagos insectívoros de follaje son más relevantes en términos de capturas y abundancia; así, especies como *L. brachyotis*, *M. hirsuta*, *P. stenops* y las dos especies del género *Glyphonycteris* están mayormente representadas en esta cobertura. Estas diferencias en la composición son similares a las encontradas en otros sistemas Guayaneses como en el sur de la Serranía de Chiribiquete (Montenegro y Romero-Ruiz, 1999), donde con excepción de los murciélagos del género *Lonchorhina*, la composición de murciélagos insectívoros varía notablemente con el tipo de cobertura.

Oportunidades para la conservación

La Serranía de La Lindosa presenta un escenario contradictorio en términos de conservación, puesto que, a pesar de ser una Reserva Forestal Protectora Nacional, de estar dentro del área de Manejo Especial de La Macarena y de ser un Área Arqueológica Protegida, la historia extractiva de los recursos maderables en la región

ha ocasionado que sea uno de los principales núcleos de deforestación en Colombia (IDEAM, 2014). Bajo este panorama, los procesos de conservación locales, como las áreas de reserva para el ecoturismo presentes en zonas como Cerro Azul y El Diamante de Las Aguas entre otras, son vitales en el mantenimiento de la funcionalidad de la Serranía. También, es prioritaria la definición de planes de ordenamiento territorial consecuentes con las dimensiones sociales y ambientales del departamento del Guaviare para aumentar la gobernanza y la gestión ambiental de los recursos naturales.

La Serranía de La Lindosa presenta el mayor valor reportado de diversidad de murciélagos para una localidad en el país y alberga dos especies de murciélagos vulnerables a la extinción, tales como *L. marinkellei* y *L. orinocensis*, lo cual es insumo en la implementación de sitios o áreas de importancia para la conservación de murciélagos (SICOMs, AICOMs) (Aguirre *et al.*, 2014) que pueden contribuir a la salvaguarda y a la gestión de recursos a escala local.

CONCLUSIONES

La Serranía de La Lindosa presenta uno de los mayores valores de diversidad de murciélagos reportados para una localidad en Colombia, lo cual está relacionado con su heterogeneidad en tipos de coberturas vegetales, la presencia de cuevas y cavernas con diferente tipo de configuración y la historia evolutiva de los murciélagos asociados a la Región Guayana en Suramérica. La estructura de la vegetación tiene un papel influyente en la composición, estructura y diversidad de los ensamblajes de diferentes coberturas en la Serranía de La Lindosa.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las diferentes comunidades que nos permitieron el acceso a la zona y nos brindaron el acompañamiento y la ayuda durante más de cinco años en la Serranía de La Lindosa. Los especímenes recolectados por el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI estuvieron dentro del proyecto “Conservación y aprovechamiento sostenible de la diversidad biológica, socioeconómica y cultural de la Amazonía colombiana”. Algunas de las especies de murciélagos fueron registradas durante el inventario Biológico y Social Rápido 29 (Colombia: La Lindosa, Capricho, Cerritos) del *Field Museum*.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Agudelo R, Giraldo V, Setina V, Mantilla-Meluk H, Restrepo H. Murciélagos de San José del Guaviare [Guía de campo]. Field Guides of Field Museum #1006. 2018. Disponible en: https://fieldguides.fieldmuseum.org/sites/default/files/rapid-color-guides-pdfs/1006_colombia_bats_of_san_jose_del_guaviare_v2_0.pdf. Citado: 16 Mar 2020.
- Aguirre LF, Lenst L, van Dammet R, Matthysent E. Consistency and variation in the bat assemblages inhabiting two forest islands within a Neotropical savanna in Bolivia. *J Trop Ecol.* 2003;19(4):367-374. Doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467403003419>
- Aguirre LF, Nassar JM, Barquez RM, Medellín RA, Navarro L, Rodríguez-Durán A, *et al.* De esfuerzos locales a una iniciativa regional: La Red Latinoamericana y del Caribe para la Conservación de los Murciélagos (RELCOM). *Ecol Boliv.* 2014;49(2):45-50.
- Allouche O, Kalyuzhny M, Moreno-Rueda G, Pizarro M, Kadmon R. Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proc Natl Acad Sci.* 2012;109(43):17495-17500. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1208652109>
- Ascorra CF, Gorchov DI, Cornejo F. The bats from Jenaro Herrera. Loreto Perú. *Mammalia.* 1993;57(4):533-552. Doi: <https://doi.org/10.1515/mamm.1993.57.4.533>
- Ascorra CF, Solari S, Wilson DE. Diversidad y ecología de los quirópteros en Pakitza. En: Wilson DE, Sandoval A, editores. La biodiversidad del sureste del Perú. Washington D. C.: Editorial Horizonte; 1996. p. 593-612.
- Asprilla-Aguilar AA, Mantilla-Meluk H, Jiménez Ortega AM. Analysis of the non-hematophagous bat species captured within the plan of eradication of *Desmodus rotundus* (L. Geoffroyi, 1810) in the Colombian Biogeographic Chocó. *Revist Instituc Univ Tecnol Chocó D L C.* 2007;26(1):42-48.
- Barona-Colmenares A, Contreras-Herrera J, Vriesendorp C, Cárdenas-López D. Vegetación y Flora. En: Vriesendorp C, Pitman N, Alvira Reyes D, Salazar Molano A, Botero García R, Arciniegas A, *et al.* editores. Rapid Inventories, Informe / Report NO. 29. The Field Museum; Chicago: The Field Museum; 2018. p. 19-31.
- Cárdenas-López D, Castaño-Arboleda N, Zubieta-Vega M, Jaramillo-Echeverry M. Flora de las formaciones rocosas de la Serranía de La Lindosa. Bogotá: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas -Sinchi; 2008. p. 18-55.
- Carrasco-Rueda F, Loiselle BA. Do riparian forest strips in modified forest landscapes aid in conserving bat diversity? *Ecol Evol.* 2019;1-18. Doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.5048>
- Chao A, Lee S-M. Estimating the number of classes via sample coverage. *J Am Stat Assoc.* 1992;87(417):210-217.

- Chao A, Shen T-J. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environ Ecol Stat.* 2003;10(4):429-433. Doi: <https://doi.org/10.1023/A:1026096204727>
- Chao A, Shen TJ. SPADE (Species prediction and diversity estimation) v6. 2010. Disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/>. Citado: 16 marzo 2020.
- Cuatrecasas J. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc Ex Fis Nat.* 1958;10(40):221-264.
- Díaz-Pulido A, Benítez A, Gómez-Ruiz DA, Calderón-Acevedo CA, Link A, Pardo A, *et al.* Mamíferos del bosque seco, una mirada al Caribe colombiano. En: Pizano C, García H, editores. *El bosque seco tropical en Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt; 2014. p. 128-165.
- Etter A. Puinawai y Nukak: caracterización ecológica de dos Reservas Nacionales Naturales de la Amazonía colombiana. Bogotá: Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo; 2008. 382 p.
- García-Herrera LV, Ramírez-Francel LA, Reinoso-Flórez G. Mamíferos en relictos de bosque seco tropical del Tolima, Colombia. *Mastozoología Neotrop.* 2015;22(1):11-21.
- Giraldo-Cañas D. Relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana colombiana: un estudio preliminar. *Rev Chi His Nat.* 2001(2);74:353-364. Doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2001000200012>
- Hernández-Camacho JI, Guerra AH, Quijano RO, Walschburger T. Unidades biogeográficas de Colombia. En: Halffter G, editor. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. Mexico: Acta Zoo Mexi (n.s.); 1992. p. 105-151.
- IDEAM. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Memoria técnica de la Cuantificación de la superficie de bosque natural y deforestación a nivel nacional. Actualización Periodo 2012 - 2013. Bogotá: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales; 2014. 56 p.
- Jost L. Entropy and diversity. *Oikos.* 2006;113(2):363-375. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kalko E, Handley CO, Handley D. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. En: Cody M, Smallwood J, editores. *Long term studies in vertebrate communities*. Los Angeles: Academic Press; 1996. p. 503-553.
- Kunz TH, Braun de Torrez E, Bauer D, Loba T, Fleming TH. Ecosystem services provided by bats. *Ann N Y Acad Sci.* 2011;1223(1):1-38. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Kunz TH, Parsons S. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Baltimore: Johns Hopkins University Press; 2009. 920 p.
- Lim BK. Divergence times and origin of Neotropical sheath-tailed bats (tribe Diclidurini) in South América. *Mol Phylogenet Evol.* 2007;45(3):777-791. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.09.003>
- López-González C, Steven JP, Lozano A, Stevens RD, Higgins CL. Ecological biogeography of Mexican bats: the relative contributions of habitat heterogeneity, beta diversity, and environmental gradients to species richness and composition patterns. *Ecography.* 2015;38(3):261-272. Doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.00813>
- Macarthur RH, Macarthur JW. On bird species diversity. *Ecology.* 1961;42(3):594-598. Doi: <https://doi.org/10.2307/1932254>
- Mantilla-Meluk H, Jiménez-Ortega AM, Baker RJ. 2009. Phyllostomid Bats of Colombia: Annotated Checklist, distribution, and Biogeography. *Spec Publ Mus Tex Tech Univ.* 2009;56:1-37.
- Mantilla-Meluk H, Montenegro O. A new species of *Lonchorhina* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Chiribiquete, Colombian Guayana. *Rev Biodivers Neotrop.* 2016;6(2):171-187. Doi: <http://doi.org/10.18636/bioneotropical.v6i2.576>
- Mantilla-Meluk H, Ramírez-Chaves HE, Jiménez-Ortega AM, Rodríguez-Posada ME. Emballonurid bats from Colombia: Annotated checklist, distribution, and biogeography. *Therya.* 2014;5(1): 229-255. Doi: <http://dx.doi.org/10.12933/therya-14-189>
- Montenegro OL, Romero-Ruiz M. Murciélagos del sector sur de la Serranía de Chiribiquete, Caquetá, Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc.* 1999;23:641-649.
- Morales Martínez DM, Rodríguez-Posada ME, Fernández-Rodríguez C, Calderón Capote MC, Gutiérrez Sanabria DR. Spatial variation of bat diversity between three flood plain savanna ecosystems of the Colombian Llanos. *Therya.* 2018;9(1):41-52. Doi: <http://doi.org/10.12933/therya-18-537>
- Morales-Martínez DM, López-Arévalo HF. Distribución y conservación de los murciélagos del género *Lonchorhina* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Colombia. *Caldasia.* 2018;40(2):349-365. Doi: <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v40n2.70415>
- Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón NP. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev Mex Biodiv.* 2011;82(4):1249-1261.
- Pérez-Torres J, Sánchez-Lalinde C, Cortés-Delgado N. Murciélagos asociados a sistemas naturales y transformados en la ecorregión del eje cafetero. En: Rodríguez-Camargo JM, Niño JC, Pineda J, Arias AM, Echeverry LM, Miranda MA, *et al.*, editores. *Valoración de la biodiversidad en la Ecorregión del Eje Cafetero*. Pereira: Ciebreg; 2009. p. 157-167.
- Polanco-Ochoa R, Jaimes V, Piragua W. Los mamíferos del parque nacional natural la Paya, Amazonia Colombiana. *Rev Acad Colomb Cienc.* 1999;23:671-682.
- Ramírez-Chaves HE, Suárez-Castro AF. Sociedad Colombiana de Mastozoología. En: Zurc, D, Concha-Osbahr C, Trujillo A, Noguera-Urbano EA, Pantoja-Peña GE, Rodríguez-Posada ME, *et al.* *Mamíferos de Colombia [Checklist dataset]* Version 1.6. agosto 2019. Disponible en: <https://www.gbif.org/es/dataset/e8b9ed9b-f715-4eac-ae24-772fbf40d7ae>. Citado: 1 Ago 2019.

- Sampedro Marín AC, Martínez Bravo, De La Ossa Támara K, Otero Fuentes Y, Santos Espinosa LM, Osorio Ozuna S, *et al.* Nuevos registros de especies de murciélagos para el departamento de Sucre y algunos datos sobre su ecología en esta región colombiana. *Caldasia*. 2007;29(2):355-362.
- Sánchez-Palomino P, Rivas-Pava P, Cadena A. Composición, abundancia y riqueza de especies de la comunidad de murciélagos en bosques de galería en la Serranía de la Macarena (Meta-Colombia). *Caldasia*. 1993;17(2):301-312.
- Sánchez-Palomino P, Rivas-Pava P, Cadena A. Diversidad biológica de una comunidad de quirópteros y su relación con la estructura del hábitat de bosque de galería, Serranía de la Macarena, Colombia. *Caldasia*. 1996;18(3):343-353.
- Trujillo F, Mosquera-Guerra F, Díaz-Pulido A, Carvajal-Castro JD, Mentilla-Meluk H. Mamíferos del Escudo Guayanés de Colombia. En: Lasso CA, Señaris C, editores. *Fauna silvestre del Escudo Guayanés (Colombia-Venezuela)*. Serie Fauna Silvestre Neotropical. Número IV. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; 2018. p. 345-378.
- Woodman N, Timm RM, Arana R, Pacheco V, Smith CA, Hooper ED, Pacheco C. Annotated checklist of the mammals of Cuzco Amazonico, Perú. *Occas Papp Mus Nat Hist Univ Kans*. 1991;145:1-12.