



LAS ARDILLAS DE NICARAGUA (RODENTIA, SCIURIDAE)

ARNULFO MEDINA-FITORIA¹, JOSÉ MARTÍNEZ-FONSECA², ALLAN GUTIÉRREZ³, ERIC VAN DEN BERGHE⁴, ORLANDO JARQUÍN⁵, YURI AGUIRRE⁵, MILTON SALAZAR⁵, SILVIA ROBLETO³, NELSON TOVAL⁶, MARVIN TÓRREZ⁷ Y FABRICIO DÍAZ⁸

¹ Asociación Mastozoológica de Nicaragua (AMAN)

² Student at Northern Arizona University

³ Grupo de Especialistas de anfibios de Nicaragua (ASG)

⁴ Director of Biodiversity and Associate professor of Ecology, University Zamorano

⁵ Programa para la Conservación de los Murciélagos de Nicaragua (PCMN)

⁶ Consultor independiente Especialista en vegetación

⁷ Universidad Centro Americana (UCA)

⁸ Wildlife Conservation Society (wcs).PA 91070, Ver. México.

RESUMEN

Actualizamos el conocimiento de la riqueza, distribución y taxonomía de las ardillas nicaragüenses. En el país están registrados tres géneros y seis especies: *Glaucomys volans*, *Microsciurus alfari*, *Sciurus deppei*, *Sciurus granatensis*, *Sciurus richmondi* y *Sciurus variegatoides*. Una especie, *G. volans*, habita en los bosques de coníferas del norte; *S. deppei* se encuentra en las montañas del norte y el Caribe; *M. alfari*, *S. granatensis* y *S. richmondi* son propias del bosque caribeño. *Sciurus variegatoides* se distribuye en todo el país y está representada por seis subespecies: *S. variegatoides dorsalis* del Pacífico y la zona central; *S. variegatoides adolphei* del noroeste; *S. variegatoides underwoodi* y *S. variegatoides boothiae* del norte; y *S. variegatoides belti* y *S. va-*

RELEVANCIA

Se presenta la primera síntesis sobre la diversidad, distribución y estado de conservación de las especies de ardillas de Nicaragua. Se incluyen datos y una clave taxonómica para diferenciar a las seis subespecies de *Sciurus variegatoides*. El registro de *Glaucomys volans* es el primero para el país, y representa el límite sur de la distribución de la especie en el Continente.

riegatoides thomasi del Caribe. Una especie (*S. richmondi*) y una subespecie (*S. variegatoides adolphei*) son endémicas del país. *Microsciurus alfari* y *S. granatensis* presentan el límite norte de su distribución en el continente en el sureste del país. *Glaucomys volans*, que es el primer registro de la especie para Nicaragua, encuentra el límite sur de su distribución continental en el norte del país. La lista roja nacional de especies en riesgo incluye a *S. richmondi* y *G. volans* como en peligro de extinción y a *M. alfari* como amenazada. A nivel mundial se cataloga a *S. richmondi* como casi amenazada.

Palabras clave: amenazado, endémico, *Glaucomys volans*, *Microsciurus alfari*, *Sciurus deppei*, *S. granatensis*, *S. richmondi*, *S. variegatoides*.

Revisado:27-agosto-2018

Aceptado:25-octubre-2018

Publicado:15-diciembre-2018

Autor de correspondencia: Arnulfo Medina-Fitoria, amedinafitoria@gmail.com

Cita: Medina-Fitoria, A., J. Martínez-Fonseca, A. Gutiérrez, E. van den Berghe, O. Jarquín, Y. Aguirre, M. Salazar, S. Robleto, N. Toval, M. Tórrez y F. Díaz 2018. Las ardillas de Nicaragua (Rodentia, Sciuridae). *Revista Mexicana de Mastozología*, nueva época, 8(2):48-80. ISSN: 2007-4484. www.revexmastrozoologia.unam.mx

ABSTRACT

We update the knowledge of the diversity, distribution, and taxonomy of Nicaraguan squirrels. Three genera and six species have been recorded in the country: *Glaucomys volans*, *Microsciurus alfari*, *Sciurus deppei*, *Sciurus granatensis*, *Sciurus richmondi*, and *Sciurus variegatoides*. One species, *G. volans*, lives in the northern coniferous forest; *S. deppei* is found in the mountains of the north and the Caribbean side; *M. alfari*, *S. granatensis*, and *S. richmondi* are typical of the Caribbean forests. *Sciurus variegatoides* is distributed throughout the country and is represented by six subspecies: *S. variegatoides dorsalis* from the Pacific and central regions; *S. variegatoides adolphei* from the northwestern region; *S. variegatoides underwoodi* and *S. variegatoides boothiae* from the north; *S. variegatoides belti* and *S. variegatoides thomasi* from the Caribbean. One species (*S. richmondi*) and one subspecies (*S. variegatoides adolphei*) are endemic to the country. *Microsciurus alfari* and *S. granatensis* reach the northern limit of their distribution in the continent in the southeast of the country. *Glaucomys volans* represents the first record of the species for Nicaragua, where it finds the southern limit of its continental distribution. The national red list species at risk includes *S. richmondi* and *G. volans* as endangered and *M. alfari* as threatened. *Sciurus richmondi* is listed as almost threatened globally.

Key words: endangered, endemic, *Glaucomys volans*, *Microsciurus alfari*, *Sciurus deppei*, *S. granatensis*, *S. richmondi*, *S. variegatoides*.

INTRODUCCIÓN

Los roedores (Orden Rodentia) son el orden más diverso ya que representan el 42% con 2,277 especies, de los mamíferos a nivel mundial (Fabre *et al.*, 2012). En Nicaragua, son el segundo orden más diverso, con 44 especies (21% de la mastofauna), de las cuales solo tres son especies introducidas. Son el único orden de mamíferos en el país que esta representado por dos especies endémicas (Martínez-Sánchez *et al.*, 2000; Medina-Fitoria y Saldaña, 2012; Zúñiga, 1999).

Una de las familias de roedores más diversas son las ardillas Sciuridae, las cuales han mostrado una gran capacidad de adaptación a cambios continuos del ambiente mediante mecanismos fisioló-

gicos, morfológicos y conductuales, por lo que presentan una amplia distribución mundial, a excepción de la Antártida, Australia, Madagascar y el sur de Sudamérica. La mayoría son diurnas a excepción de las ardillas planeadoras que son nocturnas (Wilson y Reeder, 1993).

La importancia de las ardillas radica principalmente en contribuir con el equilibrio ecológico de los ecosistemas donde viven, debido a su estrecha relación con asociaciones vegetales particulares y por su importancia en la red trófica. Son consumidoras de una gran cantidad de semillas e insectos, lo que promueve la diversidad del bosque y controla las plagas. Además, son una fuente de proteína para mamíferos como los cánidos, mustélidos, felinos, aves de presa (halcones, águilas), reptiles (serpientes) e incluso de primates. Además son un importante indicador del estado de conservación del ecosistema (Emmons y Feer, 1999).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica y evaluación de información inédita de los autores que fueron la base para la elaboración de este estudio. La información procesada está basada principalmente en un análisis fenotípico, primordialmente de las observaciones directas con registros fotográficos (fotocapturas). Se analizaron 350 fotocapturas de 27 sitios en Nicaragua, lo cual incluyó fotografías de especímenes nicaragüenses depositados en la Academy of Natural Sciences of Philadelphia, en el Museo of Vertebrate Zoology (MVZ) University of California, Berkeley y del Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence (KU).

Cada fotografía fue catalogada a nivel de especie, utilizando como apoyo las características propuestas por Álvarez y Álvarez-Castañeda (2000), Emmons y Feer (1999), Hall (1981) y Méndez (1993). Esta fue la base de datos de referencia para la elaboración de claves para la identificación de las especies mediante características morfológicas externas.

Conforme las especies fueron determinadas, se les clasificó hasta el nivel de subespecie de acuerdo a la revisión bibliográfica (Allen, 1908; Anthony, 1920; Goodwin, 1936; Hall, 1981). Una de las especies que presenta más de una subespecie en Nicaragua es *Sciurus variegatoides*. En este caso se realizó una clasificación de las fotos comparándolas con las 15 subespecies descritas por Harris (1937),

de acuerdo a su patrón de coloración (zona ventral, dorsal y cola). Como resultado, se proponen claves para subespecies centroamericanas de la especie.

Debido a que la identificación basada principalmente en fotografías puede ser subjetiva, éstas han sido utilizadas con prudencia para la identificación de formas o variedades no descritas, por lo que los rasgos externos y la distribución geográfica de cada individuo analizado fueron características prioritarias a tomar en cuenta cuando se designó un nombre específico. Por ello fue menester comprobar la procedencia de cada fotocaptura y determinar datos biofísicos de cada una de ellas tales como la región ecológica, tipo de cobertura, altitud y clima.

Se presenta información nueva para todas las especies, incluyendo nuevas localidades con nuevas distribuciones. Sin embargo, también queda demostrado la presencia de formas no descritas y cuya variación es a menudo excesiva, lo cual las hace extremadamente difíciles de ubicar a nivel taxonómico, principalmente por falta de material de comparación en el país. Por lo tanto, en este caso nos limitamos a registrar las localidades (Coordenadas UTM - WGS 84; altitud - metros) y asignar a estas nuevas formas una clasificación como intermedias con intergradación entre algunas de las subespecies que a nuestro juicio se asemejan. Finalmente, se proporcionaron fichas descriptivas para una mejor comprensión de las especies y subespecies reconocidas taxonómicamente. Esto incluye fotografías, mapas, medidas morfológicas (milímetros) como: largo de cuerpo y cabeza (lc-c), cola (c), largo de pata trasera (Lp), oreja (O) y peso (gramos); así como descripción fenotípica, historia natural, distribución (general y nacional) y situación actual. Los mapas de distribución se obtuvieron con el modelo predictivo MaxEnt, utilizando datos de presencia, las cuales se analizaron con variables ambientales, biofísicas y climáticas (Anderson y Martínez-Meyer, 2004; Phillips *et al.*, 2004). Reconocemos no haber podido revisar todo del material depositado en museos extranjeros, por lo que carecemos de toda la descripción pertinente sobre las ardillas del país. Esto nos exigió compilar la mayor cantidad de las publicaciones al respecto y revisar material esencial depositado en dos museos de Estados Unidos que creímos necesario.

DESCRIPCIÓN

Origen de las ardillas Mesoamericanas. La historia evolutiva de Centroamérica según evidencia

geológica, oceanográfica y paleontológica animal y vegetal apuntan a implicaciones básicas sobre el tiempo en que este se conectó con Sudamérica (Briggs, 1967; Howell y MacDonald, 1969; Stuart, 1957). Este proceso ecológico y evolutivo denominado Gran Intercambio Biótico Americano es determinante en la configuración de la biota americana actual (Pelegrin *et al.*, 2018).

Tradicionalmente se ha considerado que la formación del istmo de Panamá ocurrió hace 3 a 6 Ma durante el periodo Plioceno-Pleistoceno, lo cual facilitó el movimiento de especies entre Sudamérica y Norteamérica (Coates y Obando, 1996). Sin embargo, el conocimiento actual de las especies derivado de estudios biogeográficos, filogenéticos y de un sustancial incremento del registro fósil, así como el aumento significativo del conocimiento geológico de la región, han permitido plantear escenarios que sugieren un panorama de menor aislamiento para Sudamérica durante el Cenozoico (66 Ma - actualidad; Pelegrin *et al.*, 2018). Las evidencias más recientes apuntan a múltiples procesos de colonización que ocurrieron a finales del Oligoceno hace 23 Ma, con la entrada de algunos grupos de aves y durante el Mioceno (23 - 7,2 Ma) con la colonización de taxones de aves y mamíferos; estos eventos serían previos a lo que habitualmente se ha considerado como proceso de intercambio; seguido por al menos cuatro pulsos principales de intercambio faunístico recíproco durante el periodo Plio-Pleistoceno (5,3 - 10,000 ac; Pelegrin *et al.*, 2018; Woodburne, 2010).

No obstante, a pesar de estos primeros intercambios de fauna antes de la unión definitiva de las Américas, la parte existente del istmo centroamericano pudo caracterizarse casi exclusivamente de fauna norteamericana, debido a su conexión por tierra; siendo el norte de Centroamérica una extensión del suroeste de México (Kirby y MacFadden, 2005; Whitmore y Stewart, 1965). Según Vrba (1992), ambientes abiertos continuos de afinidad norteamericana cubrían la mayor parte de esta región (principalmente sabanas). Esta afinidad es respaldada por el único fósil de dinosaurio Centroamericano que se conoce, un fémur ornitópodo posiblemente Cenomaniano de 100 a 94 Ma., encontrado en 1971 en Honduras, de afinidad netamente norteamericana (Horne, 1994; Horne *et al.*, 1990). Uno de los fósiles más antiguos de mamíferos terrestres de América Central también corresponde taxonómicamente a norteamericana, a pesar de ser encontrado en Panamá, una localidad relativamente cerca

de América del Sur. Estos fósiles provienen de la Formación Cucaracha o "Corte Gaillard" y datan del Mioceno Medio (16 Ma; Kirby y MacFadden, 2005). Otros fósiles del Mioceno tardío (6 Ma) de proboscídeos gonfotéridos, que se consideran provenientes de Norteamérica, también han sido descubiertos en Honduras (Frick, 1933).

Otras especies de origen norteamericano, como los sciúridos, también pudieron haberse dispersado de manera temprana por Centroamérica. Esto permitió que se generara un linaje genético único de ardillas responsables de las primeras migraciones que llegaron hasta Sudamérica (Black, 1972). Villalobos y Cervantes-Reza (2007) y Villalobos y Gutierrez-Espeleta (2014), utilizando análisis filogenéticos, demostraron una estrecha relación entre las especies de ardillas mesoamericanas y sudamericanas, con especies que evolucionaron a partir de una población ancestral común.

Este ancestro común de los sciúridos se originó en el Hemisferio Norte durante el Oligoceno, particularmente en Norteamérica hace 36 Ma. Estos primeros fósiles registrados como *Protosciurus jeffersoni* (antes: *Douglassciurus jeffersoni* Douglas, 1902), aunque presentaban un cráneo primitivo comparado con miembros actuales de la familia, el resto del esqueleto era notablemente similar al de las ardillas modernas (Emry y Thorington, 1982). Otros fósiles similares a la actual ardilla planeadora representados por la especie tipo *Hesperopetes thoringtoni* Emry y Korth (2007), también se encontraron en Norteamérica en depósitos de finales del Eoceno hace unos 33 Ma.; esto pudo representar la aparición más temprana de un casta que condujo al grupo de las ardillas planeadoras (Emry y Korth, 2007). No obstante, los primeros registros fósiles de verdaderas ardillas terrestres datan de comienzos del Mioceno, hace unos 23 Ma (Black, 1972); época en la cual se estima que se dio una separación entre los grupos de ardillas planeadoras y terrestres, que demuestra una divergencia temprana en la historia evolutiva de la familia Sciuridae (Mercer y Roth, 2003).

Al estudiar la diversificación de los esciúridos con datos moleculares, Mercer y Roth (2003) encontraron una rápida especiación de los géneros *Spermophilus*, *Cynomys* y *Sciurus* durante fluctuaciones climáticas en el Mioceno tardío y Plioceno temprano (7.5 a 5 Ma). McPherson (1985), empleando datos de distribución geográfica sugiere que ya con el continente unido y como parte del gran intercambio,

las oleadas migratorias hacia el sur en los periodos interglaciales del Pleistoceno (2.5 Ma) fueron el principal factor para el surgimiento de especies de *Sciurus* mesoamericanas.

Según McPherson (1985), durante el periodo Pleistocénico surgió en Mesoamérica el género *Syntheosciurus*, el cual fue desplazado hasta su actual distribución (Costa Rica y Panamá) por una migración posterior compuesta por el complejo *Sciurus granatensis* - *Sciurus deppei*, complejo que eventualmente habría especiado en *Sciurus richmondi* y el género *Microsciurus*. Finalmente, otra oleada migratoria introduciría gradualmente en esta región a *Sciurus variegatoides*, la cual habría derivado de una población de *S. carolinensis* de Norteamérica. Estas migraciones producirían en Mesoamérica dos diferentes clados o grupos a partir del género *Sciurus*: el primero formado por *S. aureogaster*, *S. variegatoides* y *S. yucatanensis*, mientras que *S. deppei*, *S. richmondi*, *S. granatensis* y *M. alfari* formarían un segundo clado (McPherson, 1985; Musser, 1968). Asimismo, poblaciones relictas de migraciones anteriores de *Glaucomys volans* habitarían durante esta misma época hábitats montañosos de coníferas al norte de América Central (Peterson y Stewart, 2006).

Sistemática. Sciuromorpha es uno de cinco subórdenes del orden Rodentia e incluye siete familias, de las cuales, tres aún sobreviven. Aplodontiidae; que incluye al castor de montaña, Gliridae; que agrupa a los lirones y Sciuridae; que incluye todas las especies de ardillas (Wilson y Reeder, 2005). La familia Sciuridae, cuyo nombre proviene del griego *skioros* (cola de sombra), es una de las familias de roedores más diversas con 278 especies y 51 géneros; incluye a las marmotas, *perritos* de las praderas, ardillas planeadoras, ardillas rayadas y ardillas arborícolas y terrestres (Hoffman *et al.*, 1993).

Históricamente la familia Sciuridae ha comprendido dos subfamilias: Sciurinae que comprende las ardillas de árbol y tierra, Pteromyinae que incluye las ardillas planeadoras (Hoffman *et al.*, 1993; McKenna y Bell, 1997). Empero datos morfológicos basados en características craneales (Roth, 1996) en conjunto con datos moleculares (Mercer y Roth, 2003; Oshida *et al.*, 1996 y Stepan *et al.*, 2004), indican que ambas subfamilias son cercanas evolutivamente proporcionando un fuerte apoyo para la monofilia de las ardillas planeadoras como un grupo hermano de un linaje de las ardillas arbóreas.

Estos nuevos análisis proponen clasificar al grupo en cinco subfamilias: Ratuinae, que incluye cuatro especies de ardillas arborícolas gigantes de la región Indomalaya; Sciurillinae, con una especie arborícola de Sudamérica; Callosciurinae, incluye especies de ardillas arborícolas de Oriente; Xerinae, comprende especies en su mayoría terrestres que habitan América del norte, África y Eurasia, tales como las marmotas, perros de las praderas y otras especies holárticas; y Sciurinae, que incluye todas las ardillas del Nuevo Mundo y las ardillas planeadoras (Thorington y Hoffmann, 2005; Villalobos, 2013).

La subfamilia Sciurinae se divide en dos tribus: Pteromyini (ardillas voladoras) y la Tribu Sciurini (ardillas arborícolas). Los pteróminos o ardillas planeadoras incluye 43 especies distribuidas en gran parte del mundo, entre ellas la más grande de la familia Sciuridae, la ardilla voladora lanuda de Asia (*Eupetaurus cinereus*); la ardilla voladora siberiana (*Pteromys volans*), nativa del norte de Europa; y las dos especies del género *Glaucomys* nativas de Norteamérica (Hoffman *et al.*, 1993). De este grupo solo una especie se encuentra en Centroamérica, la ardilla planeadora mexicana *G. volans* Linnaeus, 1758 (Goodwin, 1936; Reid, 2009), cuyo límite de distribución sur es referido para Nicaragua (Medina-Fitoria y Saldaña, 2012).

Por su parte, la tribu Sciurini está comprendida en cinco géneros: *Reinthrosciurus*, *Tamiasciurus*, *Synteosciurus*, *Microsciurus*, y *Sciurus*, con 37 especies distribuidas en América, Europa, Asia y Borneo (Hoffman *et al.*, 1993); diez de las cuales se encuentran en Centroamérica (Reid, 2009).

El género *Reinthrosciurus* es monotípico y se encuentra en Borneo, *Tamiasciurus* incluye dos especies autóctonas de América del Norte (Hoffman *et al.*, 1993); *Synteosciurus* es monotípico y endémico de Costa Rica y Panamá (Villalobos y Gutiérrez-Espeleta, 2014). Por su parte el género *Microsciurus* agrupa cuatro especies, *M. flaviventer* y *M. santanderensis* del norte de Sudamérica; y del sur de Centroamérica *M. mimulus* y *M. alfari*, esta última presenta su límite de distribución norte en Nicaragua (Anthony, 1920; Hall, 1981).

Por último, el género *Sciurus* presenta 30 especies reunidas en siete subgéneros distribuidos en Europa, Asia y América. Dos de estos subgéneros se encuentran en Centroamérica, el subgénero *Sciurus* que agrupa las especies *S. aureogaster*, *S. yucatanensis*, *S. variegatoides* y *S. deppei*, mien-

tras que *S. granatensis* y *S. richmondi* son ubicadas en el subgénero *Guerlinguetus* (Hall, 1981). Entre las especies neotropicales del género *Sciurus*, únicamente *S. variegatoides*, *S. yucatanensis* y *S. richmondi* se limitan a la región mesoamericana, el área entre el istmo de Tehuantepec y el istmo de Panamá (Reid, 2009).

Reseña histórica de las ardillas nicaragüenses.

La primera referencia de las ardillas de Nicaragua apareció en París en 1842 en el *Nouveau Tableau du Regne Animal*, el cual menciona siete especies para la región tropical americana. Una de ellas estaba asociada a Nicaragua, *Macroxus adolphei* (Lesson) que fue colectada en el puerto El Realejo, departamento de Chinandega entre 1837 y 1838, durante la exploración mundial del barco H.M.S. Sulphur (Alston, 1882; Nelson, 1899). En 1863 apareció en Berlín una nueva publicación describiendo una segunda especie de Nicaragua, pero sin localidad precisa, *Sciurus aestuans* Peters (Alston, 1882).

Gray (1867) realizó el primer intento formal por examinar las ardillas neotropicales en su *Sinopsis de Especies de Ardillas Americanas* con apoyo de la Colección del Museo británico, reconociendo 18 especies al norte del Darién, incluyendo las dos especies reportadas en Nicaragua y otras nuevas de la región. Sin embargo, según Nelson (1899), Gray prestó poca atención a trabajos anteriores y por ello renombró varias especies, sus descripciones eran pobres y algunas de las especies tenían rangos imposibles.

En afán de aclarar los resultados de Grey, Allen curador de mamíferos del American Museum of Natural History de New York revisó este grupo de ardillas en 1877, concluyendo en seis especies y tres variedades (Nelson, 1899). Al año siguiente, E. Alston, Secretario de la Sociedad Linneana, realizó un análisis más amplio sobre las ardillas neotropicales que incluyó los museos de Berlín, París y británicos, con nuevas muestras enviadas por Allen, reconociendo siete especies entre el sur de México y Centroamérica (Nelson, 1899).

Los reportes del siglo XIX fueron recopilados por Alston (1882) en un volumen sobre mamíferos centroamericanos en la obra *Biología Centrali Americana*, donde se reconocen siete especies de sciúridos para la región, incluyendo las dos referidas para Nicaragua, descritas como *Sciurus hypopyrrhus* Wagler (antes: *M. adolphei*) y *S. aestuans* var. *hoffmanni* Peters.

Nuevos informes de *S. hypopyrrhus* se conocieron en 1889 por parte de F. W. True, curador del US National Museum (USNM), producto de unas ardillas colectadas por L. F. Birt en Greytown, Rio San Juan (Allen, 1910).

Posteriormente, Charles W. Richmond asistente curador del USNM reunió en 1892 una significativa colección de mamíferos que colectó en el río Escondido Caribe sur, incluyendo unas ardillas que envió a E. W. Nelson del U. S. Department Agriculture, que resultó en la descripción de las especies *Sciurus boothiae belti* y la ardilla endémica nicaragüense, *S. richmondi* la cual fue descrita en 1898 (Allen, 1908; Allen, 1910).

Nelson (1899) en una nueva revisión de las ardillas de México y Centro América aclara que la especie *S. hypopyrrhus* (descrita para Nicaragua), es nativa de México y es la especie tipo del subgénero *Echinosciurus*, en el cual se agruparon la mayoría de las ardillas grandes de Norteamérica tropical. Nelson define a *Sciurus aureogaster hypopyrrhus* como la especie tipo para este subgénero y la restringe a los bosques húmedos del sur de Veracruz, el sureste de Oaxaca, Tabasco, Chiapas oriental y el extremo noroeste de Guatemala. De acuerdo con este mismo autor el nombre de *S. hipopyrrhus* fue utilizado indiscriminadamente por varios autores para las ardillas de vientre rufo de México, América Central e incluso el norte de América del Sur, por lo que muchas ardillas de América Central recibieron erróneamente ese nombre.

No obstante, los individuos de Centroamérica catalogados erróneamente como *S. hipopyrrhus* fueron asignados a diferentes especies, siendo *S. variegatoides*, la especie en la cual se ubicaron los ejemplares nicaragüenses (Nelson, 1899). Asimismo, *S. aestuans* var. *hoffmanni*, también reportada para Nicaragua con anterioridad (Alston, 1882), es definida por Nelson (1899) como una especie tipificada por *S. aestuans* de América del Sur y perteneciente al subgénero *Guerlinguetus*, un subgénero característico del norte de América del Sur y que según él es intrusivo en Centroamérica. Según este mismo autor, *S. aestuans* fue propuesto para un gran grupo de ardillas neotropicales valiéndose por su parecido, por lo que Lesson en 1842 y Gray en 1867 incluyeron erróneamente bajo este nombre algunas especies centroamericanas.

Nelson (1899) considera que *S. aestuans* var. *hoffmanni* no se presenta en Nicaragua, sino que se distribuye entre Costa Rica y Colombia, por lo que

el único representante del grupo *Guerlinguetus* al norte de Costa Rica es la especie endémica nicaragüense *S. richmondi*. De manera que los ejemplares nicaragüenses tratados anteriormente como *S. aestuans* var. *hoffmanni*, al parecer fueron incluidos provisionalmente por este autor como *S. boothiae belti*. Actualmente, *S. aestuans* es una especie considerada endémica de Sudamérica, que se encuentra al sur de Colombia y Venezuela, Surinam, Guayanas, Brasil y el noreste de Argentina (Hall, 1981).

Nelson (1899) al final reconoce para México y Centroamérica 43 especies y subespecies; para Nicaragua ubicó cuatro taxones, referidos como *Sciurus adolphei* (*M. adolphei*) del El Realejo, Chinandega; *S. variegatoides*, que ubica para la costa pacífica y la zona central del país; con *S. boothiae belti* y *S. richmondi* para el Caribe sur.

Establecido en Nicaragua a finales el siglo XIX, W.B. Richardson conformó una importante colección de mamíferos que envió al American Museum of Natural History. Esta colección fue la base para que en 1908 y 1910 Allen realizara dos publicaciones importantes sobre los mamíferos de Nicaragua.

La primera de ellas (Allen, 1908) menciona 50 especies de mamíferos para el país, cuatro de ellos sciúridos: *S. boothiae belti* y *S. richmondi*, ambas de la zona central y Caribe sur; el primer informe de *S. deppei matagalpae*, de Matagalpa y Jinotega; y una especie referida provisionalmente a *S. griseoflavus* Gray, agrupando bajo este nombre las especies referidas por Nelson (1899) como como *S. adolphei* y *S. variegatoides*.

En la segunda publicación se mencionan 82 especies de mamíferos para el país, incluyendo seis sciúridos: *Sciurus boothiae* Gray (a esta especie son referidas aquellas nombradas anteriormente como *S. aestuans* var. *hoffmanni*); *S. boothiae belti*, con nuevas localidades en Matagalpa; además reconoce a *S. variegatoides* y *S. variegatoides adolphei*, las cuales habían sido referidas en 1908 como "provisionalmente" a *S. griseoflavus*. Informa de dos nuevas localidades para *S. richmondi* en Matagalpa y nuevas localidades para *S. deppei matagalpae* en Matagalpa, Jinotega y río Coco (Allen, 1910).

Ya retirado de Nicaragua, Richardson envió en 1917 los últimos ejemplares al American Museum of Natural History, incluyendo los primeros especímenes nicaragüenses de la ardilla enana, referida como *Microsciurus septentrionalis* (actual: *M. alfari*), proce-

dente del río Sábalo en río San Juan, lo que marcó un nuevo límite para la especie (Anthony, 1920).

Debido a la amplia y singular diversidad de colores y patrones de las ardillas centroamericanas, principalmente en el género *Sciurus*, era indudable la confusión en cuanto a la cantidad de sinonimias que se asignaban a una serie de especies. Interesado en ordenar esta confusión, Harris (1937) examinó 308 ejemplares centroamericanos catalogadas como *Sciurus*, concluyendo que muchas de estos nombramientos y formas debían asignarse a una especie: *S. variegatoides*, debido a que muchas de estas especies y subespecies, a excepción de pequeñas variaciones, eran localmente constantes, de manera que siempre que trataba de alcanzar rangos absolutos de dos o más de estos taxones, se demostraba claramente una interpolación.

Harris (1937) reconoció para *S. variegatoides* 15 subespecies, anteriormente asignadas a un sin número de diferentes taxones. Ocho de las especies indicadas por Nelson (1899) en su revisión de las ardillas de México y Centroamérica y siete que fueron descritas posteriormente pasaron a ser reconocidas como subespecies: *thomasi* (Nelson, 1899), *dorsalis* (Gray, 1849), *adolphei* (Lesson, 1842), *boothiae* (Gray, 1843), *belti* (Nelson, 1899), *variegatoides* (Ogilby, 1839), *managuensis* (Nelson, 1898), *goldmani* (Nelson, 1898), *bangsi* (Dickey, 1928), *underwoodi* (Goldman, 1932), *atrirufus* (Harris, 1930), *astini* (Harris, 1930) y *helveolus* (Goldman, 1912); además de *rigidus* (Peters, 1863) y *melania* (Gray, 1867) que Nelson consideraba como sinónimos de *variegatoides*. Harris (1937) propone como rango de distribución de la especie *S. variegatoides* de México a la parte oriental de Panamá.

Harris (1937) también ubicó cinco subespecies en Nicaragua: *S. variegatoides underwoodi*, en el occidente y norte del país; *S. variegatoides boothiae*, en las altas montañas del norte; *S. variegatoides beltii*, en la vertiente del Caribe y centro-norte; *S. variegatoides adolphei*, en el occidente y *S. variegatoides dorsalis* en el Pacífico sur. Hall y Kelson (1959) y Hall (1981), en sus obras sobre Los Mamíferos de Norteamérica, actualizaron mucha de la nomenclatura y distribución de los mamíferos de Nicaragua, donde se corroboraron cuatro especies de sciúridos para el país: *M. alfari septentrionalis* (Sábalos río San Juan); *S. deppei matagalpae* (río Coco y Peñas Blancas); *S. richmondi* (Matagalpa y Río Escondido) y *S. variegatoides*, para la cual también se confirman las cinco subespecies pro-

puestas por Harris (1937). Un nuevo impulso de la investigación biomédica en los años sesenta y setenta del siglo pasado acrecentó el conocimiento sobre los mamíferos silvestres del país, dando inicio cuando en 1964 L.G., Clark de la Escuela de Medicina y Veterinaria de la Universidad de Pennsylvania contrató para trabajar en Nicaragua a J.K. Jones Jr., que era curador de mamíferos del Museo de Historia Natural de Kansas. Él logró reunir una colección de 5,000 especímenes, que depositó en museos de Kansas, Washington D.C. y Nueva York (Genoways y Timm, 2004; Jones *et al.*, 1971; Jones y Phillips, 1969).

Producto de estas colecciones se publicaron importantes estudios sobre los roedores de Nicaragua (Genoways y Jones Jr., 1971; Hershkovitz, 1970; Jones Jr. y Genoways, 1971), incluyendo un trascendental estudio sobre la biología de la ardilla endémica *S. richmondi*, con base en una colección de 53 especímenes, lo cual además incluyó nuevas localidades en el departamento de Chontales y el Caribe sur (Jones Jr. y Genoways, 1971). Un nuevo informe de la ardilla endémica nicaragüense se apareció en 1995, menciona que cuatro ejemplares que permanecieron como “desconocidos” desde 1922 en el departamento de Mammalogía de la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia



Figura 1. Vista dorsal de cuatro individuos de *Sciurus richmondi* colectados en 1922 en el Caribe norte y depositados en la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia (ANSP 13608-11). Foto: Ned Gilmore.



Figura 2. Vista ventral de cuatro individuos de *Sciurus richmondi* colectados en 1922 en el Caribe norte y depositados en la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia (ANSP 13608-11). Foto: Ned Gilmore.

(ANSP, 13608, 13609, 13610, 13611) fueron identificados como *S. richmondi* (Figuras 1, 2). Estos individuos fueron parte de una colección obtenida por W. Huber y J. Fletcher en el municipio de Bonanza en el Caribe norte (Ulmer, 1995).

Este informe, inadvertido hasta el día de hoy amplía la distribución de la especie en 95 km al norte de la localidad más septentrional, río Tuma Matagalpa (Jones Jr. y Genoways, 1971). Además, duplica su rango de distribución mundial, que se estima en 20,000 km² (Koprowski y Roth, 2008), por este motivo es considerada la ardilla más amenazada y con un alto riesgo de conservación en el país (Martínez-Sánchez, 1990; Zúñiga, 1999). Tres reportes más se dieron a conocer en el siglo actual en el municipio de Bluefields, Caribe sur (Bradford *et al.*, 2001; Medina-Fitoria, 2016 y Medina-Fitoria *et al.*, 2016).

La siguiente publicación que informó sobre las ardillas del país fue la Lista Patrón de los Mamíferos de Nicaragua del año 2000, realizada por J.C. Martínez-Sánchez y su equipo de Fundación Cocibolca, con el apoyo de Timothy McCarthy curador del Museo Carnegie of Natural History. Esta publicación incluyó 176 especie y revalidó la presencia de cuatro especies de Sciúridos: *S. richmondi*, *M. alfari*, *S. deppie* y *S. variegatoides*; sin mencionar las subespecies de esta última (Martínez-Sánchez *et al.*, 2000). Por su parte, importantes aportes a

la descripción de especies y subespecies de las ardillas mesoamericanas fueron proporcionados a través de las dos ediciones de las obras de Reid (1997, 2009), confirmando cuatro especies para Nicaragua y actualizando su distribución: *M. alfari* la ubica en el borde fronterizo con Costa Rica, en el sureste del país; *S. richmondi* distribuida en el extremo norte del Caribe sur y la zona central del país; *S. deppie* en toda la zona norcentral y en el extremo sureste del lago Cocibolca y *S. variegatoides* en todo el país.

De acuerdo con Harris (1937), Reid (1997, 2009) asocia 15 subespecies a *S. variegatoides*, aunque únicamente describe 11 en sus publicaciones; cuatro de éstas la ubica en Nicaragua; *dorsalis* en toda la vertiente del Pacífico, *underwoodi* en el occidente del país, con *belti* y *thomasi* en el Caribe. Sin embargo, no informa de las subespecies *adolphei* y *boothiae*, aunque sí incluye a *thomasi* en el Caribe, descrita para Costa Rica por Harris (1937). Thorington y Hoffman (2005), en su descripción de la familia Sciuridae también asocian 15 subespecies a *S. variegatoides* y reconocen como válidas las taxas *adolphei* y *boothiae*. Genoways y Timm (2005) colectaron en la península de Cosigüina en Chinandega 14 ejemplares que asociaron a la subespecie *S. variegatoides adolphei*, fueron depositados en los Museos Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence (KU 115239-50) y Museum of Vertebrate Zoology de la University of California, Berkeley (MVZ 110304-05). Por lo que inferimos que estas subespecies deberían actualmente ser válidas para el país.

No obstante, nuevos patrones de coloración de *S. variegatoides* diferentes a las subespecies ya conocidas han sido documentadas en el país, las mayoría podrían ser formas intermedias ya conocidas o bien nuevas subespecies. Ejemplo de ello es la isla de Ometepe (Rivas), donde se informa desde hace décadas de al menos cuatro patrones diferentes de *S. variegatoides* (Jones Jr. y Phillips, 1969), aunque solo una de ellas ha sido documentada como subespecie: *S. variegatoides dorsalis*, restringida al Pacífico sur de Nicaragua y noroeste de Costa Rica (Hall 1981, Villalobos-Chaves *et al.*, 2016).

Jones Jr. durante su expedición de 1968 describió detalladamente estas marcadas variaciones: "Mientras trabajábamos en la isla, aprendimos de los residentes locales que las ardillas que aquí se encuentran son de colores diferentes. Aun así, no estábamos preparados para lo que encontramos en

la expedición de campo de 1968. Los pocos ejemplares que hemos colectado de la parte norte de la isla eran de hecho inusuales y parecen representar una subespecie no descrita. Smith y Choate, también colectaron en el volcán del sur, donde obtuvieron una muestra interesante de las ardillas, algunas de las cuales fueron negras, otras muy pálidas en color, algunas de color rojizo, y aún otras que combinan los colores amarillo, rojo, blanco y negro. Esta colección, actualmente en estudio, podría permitir a los investigadores entender mucho sobre las variaciones heredadas en el color del pelaje de las ardillas en esta parte de América Central” (Jones Jr. y Phillips, 1969).

Lamentablemente estos datos no se han publicado, ya que hasta la fecha no se conoce una obra que recopile todos estos registros. A pesar de ello, se han podido constatar que en la isla se encontraron dos patrones de coloración: una muy colorida con líneas laterales, posible variación de alguna de las subespecies de banda dorsal, y otra completamente oscura o melánica. Es de esperarse que nuevas formas o subespecies de ardillas puedan ser descritas en esta isla de 276 km² inmersa en el lago Cocibolca (8,264 km²), considerado uno de los lagos de agua dulce más grande del mundo. Según Martínez-Sánchez *et al.* (2001), el carácter insular de Ometepe la convierte en un territorio con singulares ecosistemas y especies endémicas de flora y fauna, con un alto potencial para el registro de nuevas taxas.

Un nuevo listado a nivel de especies sobre los mamíferos de Nicaragua fue publicado en 2012 (Medina-Fitoria y Saldaña, 2012), donde además de las cuatro especies de ardillas reportadas a la fecha, se mencionan dos nuevas, *G. volans* referida en los bosques de pino de la zona norte y *S. granatensis* reportada al sureste del país. Recientemente *S. granatensis* también ha sido observada en el Caribe sur (Bluefields) y zona norte (Peñas Blancas Matagalpa), lo cual marcaría un nuevo límite de distribución mundial. Sin embargo, para ninguna de éstas especies se menciona algún espécimen en colecciones de museo.

En resumen, seis especies de tres géneros de sciúridos son reconocidos para Nicaragua, cuatro especies de *Sciurus*: *S. variegatoides*, *S. deppei*, *S. richmondi* y *S. granatensis*, más *M. alfari* y *G. volans*, (Medina-Fitoria y Saldaña, 2012). Tres de estas especies presentan su límite de distribución mundial en Nicaragua: *S. granatensis*, *M. alfari* y *G. volans* y una de ellas es endémica para el país, *S. richmondi*.

Además se tiene evidencia de la presencia de seis subespecies de *S. variegatoides*: *adolphei*, *dorsalis*, *underwoodi*, *belti*, *thomasi* y *boothiae*.

De las seis especies que existen en Nicaragua, tres se encuentran incluidas en alguna categoría de riesgo en el país: *S. richmondi* y *G. volans* catalogadas como en peligro de extinción y *M. alfari* como amenazada (Medina-Fitoria *et al.*, 2018). En cambio IUCN (2008) no incluye a ninguna de estas especies bajo riesgo y únicamente cataloga a *S. richmondi* como casi amenazada; esta última especie también presenta veda nacional indefinida (MARENA, 2016); este es el contexto actual de las ardillas nicaragüenses.

Nicaragua con 130,370 km² es parte de Centroamérica en la región Mesoamericana, la cual se define como una extensión del Istmo de Tehuantepec, desde el sur de México hasta el norte de Colombia y noroeste de Ecuador (Halffter, 1987). Esta región es una de las zonas con mayor biodiversidad en el mundo y un área de prioridad para los esfuerzos globales de conservación; aunque solo cubre 0.5% de la superficie terrestre del planeta, alberga 7% de las plantas y animales del mundo (Miller *et al.*, 2001).

Nicaragua se ubica en el hemisferio norte, limitando al norte con Honduras, al sur con Costa Rica, al oeste con el océano Pacífico y al este con el mar Caribe. La temperatura media es de 25.4°C y la precipitación media anual es de 2,391 mm, con extremos que van desde los 400 mm al año en ciertas sabanas hasta 6,000 mm en el sureste del país (MARENA, 1999). El país constituye una región relativamente baja en elevación debido a una llanura comparativamente nivelada en ambas costas entre el mar y la base de las montañas del norte. Este gradiente topográfico altitudinal marca el relieve del paisaje, con las montañas del norte alcanzando los 2,100 m en la cordillera de Dipilto y Jalapa, que constituye un escudo de tierras altas que representa la terminación de la antigua masa continental Norteamericana (Incer, 1975).

Este escudo desciende hacia ambas costas, dando paso a la depresión del Pacífico dominada por los grandes lagos (Xolotlán y Cocibolca) y la cadena volcánica paralela a la costa; hacia el este, desciende en una extensión de llanuras bajas, cálidas y húmedas hasta el litoral marino del Caribe (Incer, 1975). Estos marcados gradientes de precipitación y altitud determinan las principales formaciones ecosistémicas y vegeta-

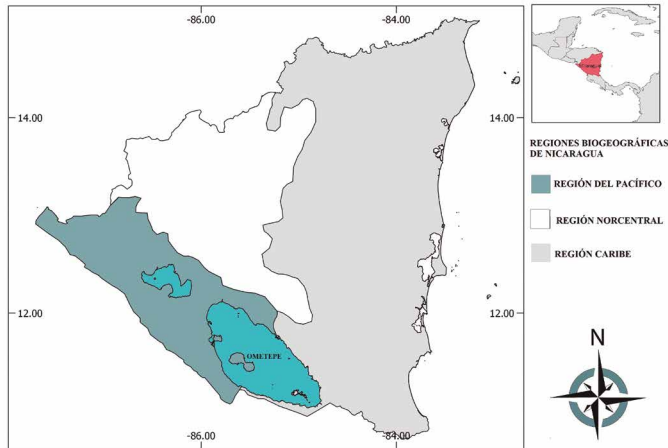


Figura 3. Regiones biogeográficas de Nicaragua.

les del país (Taylor, 1963). Según Meyrat, (2001), Nicaragua presenta de 68 tipos de ecosistemas, de los cuales 52 son naturales. Basándose en estas formaciones ecosistémicas y vegetales, Incer (1975) divide Nicaragua en tres regiones biogeográficas (Figura 3).

Región Norcentral. Comprende 35% de la superficie del país. El relieve es accidentado con altitudes que van de 400 a 2,000 m y precipitaciones que oscilan entre 1,000 y 2,000 mm. Esta zona contiene extensos pinares, predominantemente de *Pinus oocarpa*, alternando con robledales (*Quercus* sp.) y nebliselvas. Se sugiere que un bosque tropical húmedo, similar al de la región Caribe, se extendía a través de las tierras bajas y valles de esta región (Denevan, 1961). En la actualidad el paisaje está dominado por pastos, cafetales y cultivos anuales, formando un intrincado mosaico en el que los parches de bosque van desapareciendo rápidamente.

Región del Pacífico. Representa 15% de la superficie del país, la precipitación promedio es de 1,300 mm y es la región más degradada y densamente poblada; sus suelos son altamente fértiles. Originalmente el bosque tropical seco o bosque deciduo era la formación vegetal predominante, con sabanas de jícaros (*Crescentia alata*) y formaciones arbustivas xerofíticas; además de la presencia de una cadena volcánica compuesta de conos activos y lagunas cratéricas. En la actualidad ha sido reducida a pequeños parches de bosques en las laderas de algunos volcanes y zonas costeras, con predominio de zonas urbanas, cultivos y pastos. Algunas zonas en la parte más meridional de esta región se consideran de transición, entre

ellas el Istmo de Rivas, el cual posee un microclima húmedo por la influencia de los vientos alisios procedentes del Caribe que cruzan el lago Cocibolca cargados de humedad.

Región Caribe. Es la más grande y comprende 50% del territorio nacional. Esta región se caracteriza por la presencia del bosque tropical húmedo, además de una considerable llanura de pinos (*Pinus caribaea*) en el extremo noreste, la cual se extiende a través de una amplia región de suelos particularmente pobres; además se presentan lagunas costeras, pantanos y manglares a lo largo de la línea litoral caribeña. Resultado de estas formaciones biogeográficas y confluencia de ambientes, la fauna de Nicaragua es especialmente interesante, con especies y subespecies restringidas a ciertos tipos de cobertura y otras ocupando una amplia diversidad de ecosistemas. Esto implica que especies de ardillas alcancen su límite de distribución mundial norteño o sureño en este país; siendo quizás el caso más conspicuo el de *G. volans*, cuya dispersión estaría asociada a la distribución natural del género *Pinus*, que alcanza su límite meridional en Nicaragua (Steven *et al.*, 2001).

En este escenario se desarrollan las ardillas nicaragüenses y, aunque la mayoría de las especies tiene una distribución amplia, lo que indica que pueden vivir en una gran variedad de ambientes, varias tienen una distribución restringida en el país, entre ellas la especie endémica *S. richmondi*, así como *G. volans*, *S. granatensis* y *M. alfari*; estas últimas alcanzan el país sólo en un extremo de su distribución mundial (Hall, 1981; Medina-Fitoria y Saldaña, 2012; Reid, 2009). La mayor diversidad de ardillas en Nicaragua se encuentra en el Caribe, particularmente en el sureste, entre Bluefields, Río San Juan y el este de la zona central (Chontales), donde coexisten cinco especies: *M. alfari*, *S. richmondi*, *S. deppei*, *S. granatensis* y dos subespecies de *S. variegatoides*. Por ende, la mayoría de las especies en Nicaragua están asociadas principalmente al bosque húmedo caribeño, con tres especies propias de este tipo de ecosistema: *M. alfari*, *S. richmondi*, y *S. granatensis*.

En la región norcentral es posible encontrar dos especies: *S. deppei* la cual puede encontrarse en bosques húmedos y bosques de altura (montanos, premontanos y pinares con sus asociaciones) y *G. volans* la cual está restringida fuertemente a los bosques maduros de pinos y pino-roble del norte. Sólo una especie se encuentra en todo el país, *S.*

variegatoides la cual es la única especie típica del Pacífico del país en una gran variedad de hábitats. Las ardillas arbóreas del género *Sciurus* son sin duda alguna las que más ampliamente se distribuyen en el país y pueden encontrarse en todos los bosques, tanto de bajura como de altura; siendo *S. variegatoides* la de mayor distribución y diversidad con seis subespecies reconocidas en Nicaragua. Según Harris (1937), este grupo muestra en su conjunto un estado de evolución en el cual se desarrollan grupos de especies estrechamente relacionadas o razas geográficas bien marcadas, a menudo dentro de áreas limitadas.

De manera que es posible encontrar en algunas zonas individuos con características comunes a dos diferentes subespecies. La variación de patrones de color en la subespecie *S. variegatoides underwoodi* del norte de Nicaragua y oeste de Honduras, sugiere intergradación con las subespecies *bangsi* y *variegatoides* en el oeste (El Salvador-oeste de Honduras) y con *boothiae* en el este (Honduras-este de Nicaragua). La subespecie *thomasi*, al parecer también presenta intergradación con *belti* a lo largo de la vertiente caribe, donde ambas presentan grandes similitudes en color y patrones de manchas.

Estas formas intermedias de *S. variegatoides* son más evidente en áreas donde se superponen dos o más formas, como el caso de la Isla de Ometepe (Istmo de Rivas) donde es frecuente observar individuos de una forma colorida posiblemente intermedia a alguna subespecie con banda dorsal, como la subespecie *dorsalis* del Pacífico sur de Nicaragua y noroeste de Costa Rica o, quizás, con la subespecie *rigidus* del Pacífico norte de Costa Rica (Villalobos-Chaves *et al.*, 2016). Algunas de estas características intermedias se vuelven localmente constantes, llegando a veces a contrastar bruscamente con los caracteres de las poblaciones de áreas adyacentes; por ejemplo, los individuos melánicos de la Isla de Ometepe, que actualmente son frecuentes en sur del país tanto en el Pacífico (Rivas) y el Caribe (Río San Juan). Cabe señalar que la única subespecie totalmente oscura descrita es *S. variegatoides melania* del Pacífico centro y sur de Costa Rica y oeste de Panamá (Villalobos-Chaves *et al.*, 2016).

El Istmo de Rivas (zona de transición entre el Caribe y el Pacífico) sería el único lugar documentado en Nicaragua donde convergen al menos tres formas diferentes de *S. variegatoides* (aunque

solo una es reconocida como subespecie). Este rango de convivencia de tres formas de esta especie también se describe en el noreste de Costa Rica utilizando una compleja zona de ecotono en el Pacífico central y sur del país (McPherson, 1985) donde coexisten las subespecies *atrifufus*, *dorsalis* y *rigidus* (Villalobos-Chaves *et al.*, 2016).

Nelson (1899) sugirió una tendencia general a la aparición de razas asociada a la variación geográfica y a la vegetación en las subespecies de *S. variegatoides*, encontrando a las de color oscuro en regiones de intensa lluvia y vegetación densa, a las de razas pálidas a zonas de escasa precipitación y bosques abiertos. Específicamente ocurre en las formas más oscuras y más intensamente coloreadas y con partes inferiores rufas, como en *belti* y *thomasi*, que viven en las regiones de mayor precipitación. De éstas, *belti* presenta mayor distribución a través de toda la vertiente del Caribe y las laderas de las tierras altas centrales; en cambio, *thomasi* aunque también ocupa la mayor parte de la costa del Caribe, parece ocupar las áreas con mayor vegetación y mayor humedad.

La forma melánica de la isla de Ometepe es también residente de los bosques húmedos del Caribe sur, ambas zonas influenciadas por la humedad. De manera que el aumento de este factor parece estar asociada a una mayor intensidad de coloración, lo cual es evidente en los colores oscuros y variados de *S. granatensis* y *S. richmondi*, ambas propias del Caribe. A pesar de ello, son propias de las zonas secas del Pacífico y las subespecies de *S. variegatoides* con colores claros a grisáceos opacos (*dorsalis*, *adolphei* y *underwoodi*). Únicamente *boothiae*, de colores pálidos está asociada a los bosques de altura del norte del país (montanos y submontanos).

El hecho que tres de las especies de ardillas marquen su límite de distribución mundial en el Caribe de Nicaragua y no alcancen las altas montañas del norte o el Pacífico, indicaría la presencia de barreras biogeográficas. Halffter (1987) propone en Mesoamérica como barreras bióticas, al Istmo de Tehuantepec, las tierras bajas de Nicaragua y el Istmo de Panamá; por lo que, la depresión de Nicaragua (al sureste del país) es considerada no sólo un área de límites biogeográficos que divide la biota al norte y sur (Marshall y Liebherr, 2000), sino también un área de endemismo a nivel nacional (Martínez-Sánchez, 1990; Zúñiga, 1999). Janzen (1976), usando in-

formas del tiempo en Costa Rica, propone la hipótesis de que las cadenas montañosas tropicales a una altura dada podrían ser mucho más difíciles de cruzar por los organismos, que las cadenas montañosas extratropicales de alturas similares. Esto se debe a que los organismos tropicales están normalmente expuestos a ámbitos menores en los cambios estacionales (y diarios) de temperatura que los extratropicales. Por consiguiente, debe soportar las diferencias de temperatura encontradas al cruzar los macizos montañosos como son las montañas del norte del país.

Sin embargo, actualmente las barreras biogeográficas no son las únicas que condicionan la existencia de las especies en Nicaragua, ya que actualmente la distribución de la mayoría de ellas depende en gran medida del grado de conservación y conectividad de los ecosistemas naturales. Las ardillas nicaragüenses, aunque ocurren en muchos ecosistemas terrestres del país, dependen en gran medida del carácter de los bosques. La distribución actualizada de las especies de ardillas nicaragüenses se presenta en el Cuadro 1, tomando en cuenta la consulta de mapas de distribución presentados por Hall (1981), Reid (1997, 2009) y IUCN (2008); así como localidades inéditas de los autores.

CARACTERÍSTICAS DE LA FAMILIA SCIURIDAE QUE LA DIFERENCIAN DE OTROS ROEDORES:

- Longitud cabeza-cuerpo usualmente varía entre 108-300 mm; con un peso que oscila entre 45 y 910 gr.
- Cuerpo cubierto de pelos suaves y densos sin distinción con respecto a los pelos guarda.
- Cola larga y cubierta de abundante pelaje, se aprecian pelos largos (> a 10 mm) en toda su extensión.
- Ausencia de bolsas de piel externa en las mejillas.
- Piernas largas y delgadas. Los tobillos son flexibles y pueden girar, lo cual les ayuda a descender de los árboles con la cabeza por delante.
- Patas delanteras con cuatro dedos largos, claramente menor a la longitud de las patas traseras, las cuales presentan cinco dedos. Todos los dedos tienen garras.
- Premolares inferiores presentes, dientes totales de 20 o más.

Cuadro 1. Distribución de las ardillas de Nicaragua; revisión bibliográfica (X) y nuevas localidades (+).

Especie/Subespecie	Pacífico norte	Pacífico sur	Norcentro de altura	Cordillera central	Caribe norte	Caribe sur
<i>Glaucomys volans</i>			+			
<i>Microsciurus alfari</i>					+	X
<i>Sciurus deppei</i>			X	X	+	X
<i>Sciurus richmondi</i>				X	+	X
<i>Sciurus granatensis</i>					+	+
<i>Sciurus variegatoides</i>	X	X	X	X	X	X
<i>S. v. aldolphei</i>	X					
<i>S. v. underwoodi</i>	X		X			
<i>S. v. boothiae</i>			X			
<i>S. v. dorsalis</i>	+	X		+		
<i>S. v. belti</i>			+	+	X	X
<i>S. v. thomasi</i>					X	X
<i>S. v. (melánica)</i>		+				+

CLAVE PARA LAS ESPECIES NICARAGÜENSES DE LA FAMILIA SCIURIDAE

Presentan un pliegue dérmico entre los miembros anteriores y posteriores modificado para planear; cola con los pelos laterales muy largos dando la apariencia de ser aplanada y pelo muy sedoso: *Glaucomys volans*.

No presentan pliegue dérmico entre las patas. La cola tiene pelos de igual dimensión dorsal y, lateralmente, el pelo es áspero; (1).

1. La longitud de cabeza-cuerpo es menor a 150 mm; la cola es usualmente más corta que la longitud cabeza-cuerpo (80-130 mm) y nunca es de apariencia escarchada. El pelaje es oscuro en el dorso y más claro ventralmente. Las orejas son peludas y cortas (12-19 mm), que no sobresalen por encima de la coronilla de la cabeza: *Microsciurus alfari*.

1'. La longitud de la cabeza-cuerpo es mayor a 160 mm y la cola es mayor a 130 mm. Las orejas no tienen pelos prominentes que sobresalgan por encima de la coronilla; (2).

2. La longitud de la cola es mayor a 230 mm; la coloración del cuerpo muy variable, desde completamente negra, café oscuro o blanca, hasta muy coloridas; a veces con franjas dorsales o laterales (única especie con este tipo de franjas). La cola usualmente tiene pelos de tonos claros entremezclados con pelos oscuros y rojizos (apariencia canosa): *Sciurus variegatoides* (5).

2'. Longitud de la cola menor a 215 mm. El pelaje es de café oscuro a café oliva o rojizo, pero nunca con dorso color claro o con bandas dorsales o laterales; (3).

3'. La cola tiene las puntas finamente escarchadas de blanco o crema; el pelaje ventral varía entre gris claro, café rojizo o amarillo pálido que generalmente contrasta con el dorso (155-197 mm): *Sciurus deppei*.

3. La cola de café a rojiza brillante o negra escarchada de pelos anaranjado brillante; nunca con las puntas claras escarchadas de blanco o crema; (4).

4. Dorsalmente es café oscuro entremezclado con naranja brillante, a menudo con una línea oscura en la espalda hasta la base de la cola; el pelaje ventral café rojizo profundo o anaranja-

do más brillante que contrasta fuertemente con el dorso. La cola es larga y voluminosa, con la base oscura, pero de un rojo anaranjado brillante en la mayor parte de su extensión y con la punta negra pronunciada (142-212 mm): *Sciurus granatensis*.

4'. El cuerpo uniformemente pequeño, fino, estilizado y de colores menos vivos que *S. granatensis*. Dorso café oscuro a ocre, ventralmente más pálido. La cola estrecha y mayormente oscura escarchada de naranja pálido en toda su extensión (130-184 mm): *Sciurus richmondi*.

CLAVE PARA LAS SUBESPECIES NICARAGÜENSES DE SCIURUS VARIEGATOIDES

Aunque genéticamente no se conoce mucho sobre *S. variegatoides*, sabemos que presenta gran variación en colores, desarrollando subespecies estrechamente relacionadas entre sí con series intermedias o intergradación de razas, algunas de las cuales necesitan ser definidas en el país. Los colores corporales varían de casi blanco o crema a través de amarillo y marrón rojizo a completamente negro, y los patrones varían desde la presencia o ausencia de rayas dorsales o laterales hasta manchas corporales. Se deben de tomar en cuenta los cambios estacionales que influyen en el color del pelaje, pasando por el desvanecimiento gradual de los colores oscuros a marrones opacos, hasta un color más brillante y más intenso con la muda (Harris, 1937).

En este caso, los patrones en los que se basan las siguientes claves se tomaron para individuos hipotéticamente desarrollados, describiendo de manera general patrones típicos para cada subespecie.

5. El dorso, la zona ventral y la cola es de color negro oscuro uniforme que se convierte en marrón con el tiempo y la exposición (los pelos marrones viejos se sustituyen por pelos negros cuando el animal muda); sin parche ni bandas corporales: forma melánica no definida taxonómicamente.

5'. El dorso, la zona ventral y la cola es de color variable, pero no uniformemente oscura; (6).

6. El área ventral y los lados del cuerpo son blanco a gris claro que contrasta con una franja dorsal fuertemente marcada en negro, marrón oscuro a

café claro, desde las orejas o la nuca hasta la base de la cola; la cola blanca es fuertemente lavada con negro: *S. variegatoides dorsalis*.

6'. Sin franja dorsal marcada. En el área ventral y los lados del cuerpo son de color variable; (7).

7. Ventralmente blanco, cremoso o amarillo claro. A veces con una línea lateral amarillenta o rojiza; (8).

7'. El área ventral rufa a rojiza (no clara). Sin línea lateral; (10).

8. La oreja con mechones escasos de pelo en la parte superior y con manchas post-auriculares amarillo leonado a blanco prominentes en las bases. Las partes superiores gris pálido, gris-amarillento a gris oscuro lavado con negro. Las partes inferiores blancas y a veces amarillo leonado. Una línea lateral amarillenta a veces presente en los lados. La cola blanca en su mayor parte lavada con negro profundo. Habita en tierras altas del norte y este de Chinandega: *S. variegatoides underwoodi*.

8'. No presenta mechones de pelo prominente en las puntas de las orejas; (9).

9. Usualmente presenta una línea lateral rojiza. En las partes superiores marrón amarillento lavado con negro. Las partes inferiores blancas. Un parche post-auricular ocre leonado. La cola blanca lavada con negro. Habita en la zona norte montañosa del país: *S. variegatoides boothiae*.

9'. La línea lateral es ausente. Las partes superiores y los lados del cuerpo gris oscuro a amarillo leonado, lavado con negro; las partes inferiores es blanco a veces con los flancos gris amarillento. Un parche post-auricular blanco. La cola blanca lavada con negro. Se encuentra en el occidente del país: *S. variegatoides adolphi*.

10. Las partes superiores son marrón amarillento lavado con negro. Ventralmente rufo oxidado uniforme, pero variable en tono. Usualmente con mancha blanca en la garganta, el pecho, las axilas y la parte inferior del abdomen. Un parche post-auricular ocre-leonado. Es común en áreas alteradas: *S. variegatoides belti*.

10'. Similar a *belti*, pero mucho más negro por encima y con colores más vivos, muchas veces naranja-oscuro; lados con lavado más claro de



Figura 4. *Glaucomys volans*. Foto: Jon Hall.

negro. Partes inferiores y parche post-auricular rufo-anaranjado brillante. Se encuentra en zonas muy húmedas y conservadas: *S. variegatoides thomasi*.

RESUMEN DE LAS ESPECIES Y SUBESPECIES NICARAGÜENSES

Glaucomys volans (Linnaeus, 1758). Figura 4.

Ardilla planeadora / Southern Flying Squirrel.

Medidas. Lc-c 117-135, C 81-120, Lp 21-33, O 13-23; Peso 46-85 gr.

Descripción. Los individuos centroamericanos son referidos a la subespecie *G. volans underwoodi* (Goodwin, 1936, 1961). Muy pequeña; se distingue

por la membrana o patagio que se extiende entre las extremidades anteriores y posteriores; y con una línea oscura en el borde de la membrana. Esta extensión cutánea adapta al animal para la planeación aérea. Sus ojos son grandes y oscuros, adaptados para la vida nocturna. El pelaje es corto, suave, sedoso y de coloración gris-marrón claro en el dorso, con los lados de la cabeza grisácea; parte ventral de color blanco sucio o cremoso. Cola lateralmente comprimida y densamente peluda (Cahalane, 1961).

Especies similares: Ninguna otra especie en el país presenta membrana cutánea entre las extremidades.

Historia Natural. Estas ardillas son nocturnas y descansan en madrigueras en la oquedad de un tronco o un nido abandonado de pájaro carpintero, en el cual pueden vivir varias ardillas ya que tienden al gregarismo. Son más abundantes en áreas con árboles grandes que tienen más grietas y huecos para los nidos (Manzano-Fischer, 1993). Se desplazan planeando entre los árboles hasta 60 metros de distancia, extendiendo sus cuatro patas y desplegando la membrana cutánea. Las poblaciones sureñas presentan picos de nacimientos de febrero a marzo y de septiembre a octubre, una gestación de mes y medio, con camadas de dos a cuatro crías. En cautiverio logran sobrevivir hasta 13 años. Sus principales depredadores son rapaces nocturnas y didélfidos (Cahalane, 1961). Hábitat. Habitante de los bosques maduros de coníferas y los bosques mezclados entre latifoliados y pinares (Marineros y Martínez, 1998).

Distribución general. Desde Quebec y Nueva Escocia en Canadá; Texas, Kansas y Minnesota en EU, el noroeste de México hasta el sur de Honduras (Goodwin, 1936; Hall, 1981; Marineros y Martínez, 1998) y; norte de Nicaragua (Medina-Fitoria y Saldaña, 2012). Esta especie tiene una distribución fragmentada con poblaciones montañas y dispersa en México y Centroamérica. Tierras altas arriba de los 800 m. (Manzano-Fischer, 1993).

Distribución en Nicaragua. En Nicaragua se ha documentado en dos ocasiones a través de observaciones directas, ambas en los bosques de pino de la Reserva Natural Dipilto Jalapa, departamento de Nueva Segovia (Figura 5). En noviembre de 2010 se reconocieron los restos de un individuo depredado en el municipio de San Fernando, finca Montecristo (577795 /1522798. 815m), el cual no pudo ser colectado debido a su avanzado estado de

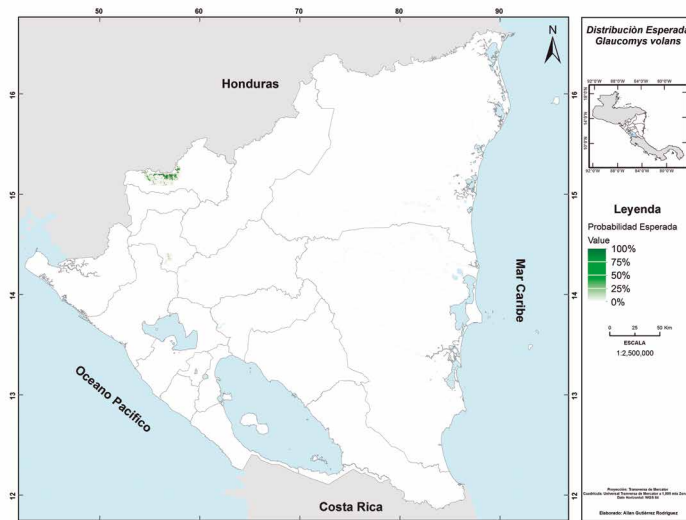


Figura 5. Mapa de distribución de *Glaucomys volans*.

descomposición y por no existir en el país un museo que proporcionara las condiciones adecuadas para su preservación.

Un segundo registro fue un individuo en su estado natural en diciembre de 2010 a las 20:30 horas, durante un muestreo nocturno quiropterológico; este se desplazaba en el bosque de pino a unos cinco metros de altura, municipio de Mozote, finca Buenavista (558042/1520069. 1653 m). Estos reportes representan nuevos límites, aumentando unos 60 km desde la localidad más austral, en el municipio del Paraíso, al sur de Honduras (Marineros y Martínez, 1998). Sin embargo, para esta especie aún no se cuenta con una muestra depositada en algún museo con procedencia Nicaragua.

Situación actual. Rara y con bajas densidades poblacionales; en Nicaragua está fuertemente asociada a los pinares y bosques de roble-encino (límite mundial del género *Pinus*). El hábitat de esta especie se ha reducido debido a la deforestación causada principalmente por la extracción de madera y la plaga del gorgojo descortezador (*Dendroctonus* sp., Coleoptera); por lo que presumimos una disminución considerable de su distribución natural. IUCN (2008) la clasifica de baja preocupación. A nivel nacional se considera en peligro de extinción debido a los pocos registros y a la notoria disminución de los bosques de pino (Medina-Fitoria et al., 2018).

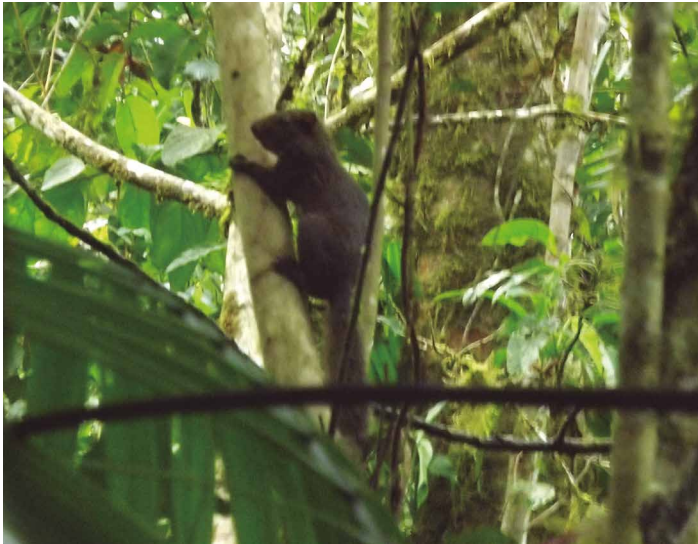


Figura 6. *Microsciurus alfari*. Foto: Josué Pérez. Reserva Privada Wastuna, Caribe Norte.

Microsciurus alfari (Allen, 1895). Figura 6.

Ardilla enana norteña / Central american dwarf squirrel.

Medidas. Lc-c 108-146, C 80-130, Lp 30-41, O 12-19; Peso 72-105 gr.

Descripción. Los individuos de Nicaragua son referidos a la subespecie *M. alfari septentrionalis* (Anthony, 1920). Muy pequeña; cola peluda finamente bordeada de amarillo, más corta que la longitud cabeza-cuerpo; pelaje oscuro marrón, con la parte ventral café claro. Hocico chato, orejas cortas y peludas que no sobresalen por encima de la cabeza.

Especies similares: Se distingue de otras ardillas por su tamaño y sus orejas cortas y peludas que no sobresalen; sin rojo en la cola como en *S. granatensis*; la especie *S. variegatoides* es más grande, con la cola densamente escarchada de blanco y *S. depppei* tiene cola negruzca escarchada con blanco y cuerpo grisáceo.

Historia Natural. Diurna y arbórea, aunque puede desplazarse rápidamente por tierra. Son tímidas, solitarias o en pareja. Es estrictamente arborícola, adaptada para usar troncos de árboles. Se alimenta de frutas de palmas, semillas, vegetación e insectos; a menudo roe la corteza viva de los árboles de Inga y succionan el exudado. Pocos datos sobre apareamiento de este animal; sin embargo, al igual que la mayoría de las ardillas se supone que

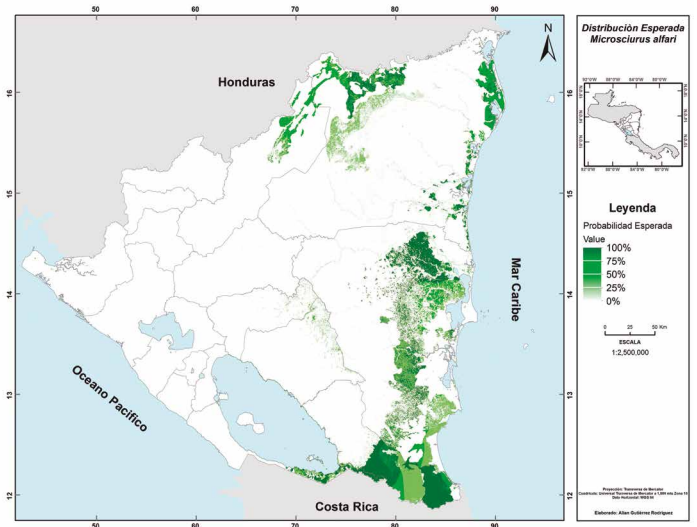


Figura 7. Mapa de distribución de *Microsciurus alfari*.

las crías son altriciales, con una probable época de reproducción entre abril y junio (Loveridge, 1935). Hábitat: Habita los bosques maduros siempre verde de tierras bajas y bosques húmedos de tierras altas (Costa Rica); se encuentra en áreas con muchas palmas (Voss y Emmons, 1996).

Distribución general. Sureste de Nicaragua (Río San Juan), hacia el sur a través de Costa Rica, Panamá y el oeste colombiano; desde el nivel del mar hasta 2,600 m (Hall, 1981).

Distribución en Nicaragua. Se localiza a lo largo de los bosques húmedos del Caribe (Figura 7). Fue descrita para Nicaragua por Anthony (1920) producto de dos individuos capturados en 1917 en el Río Sábalos, departamento de Río San Juan; lo cual marcó nuevo límite de distribución mundial (Hall, 1981). Esta especie podría presentar abundancias limitadas en el país, tomando en cuenta que solo una localidad había sido reportada durante todo el siglo XX.

Durante el presente siglo, nueve nuevas localidades son descritas para la especie en el país entre 2001 y 2014, cinco de las cuales marcan nuevas localidades al norte de su distribución conocida, siendo Bonanza en la Reserva Privada Wastuna la localidad más septentrional, lo cual marca un nuevo límite mundial para la especie (Cuadro 2).

Situación actual. Rara en el país y con bajas densidades; en Nicaragua está fuertemente asocia-

Cuadro 2. Nuevas localidades para *Microsciurus alfari* en la vertiente caribe de Nicaragua.

Fecha	Departamento	Localidad	Coordenadas - Altitud
2001-Ene	Río San Juan	RVS Los Guatuzos	748130 / 1226075 – 75m
2003-Mar	Caribe Sur	RN Cerro Wawashang	810874 / 1394491 – 120m
2005-Sep	Río San Juan	RB Indio Maíz	797280 / 1216259 – 74m
2005-Sep	Río San Juan	RB Indio Maíz	789585 / 1231768 – 87m
2011-Sep	Río San Juan	Río Sábalos	783896 / 1238474 – 136m
2013-Ene	Caribe Norte	RSP Wastuna*	755855 / 1546994 – 391m
2013-Oct	Caribe Sur	Río Scofram-caño Frijol	188176 / 1330874 – 27m
2013-Dic	Caribe Sur	RN Punta Gorda	186767 / 1268033 – 45m
2014-Abr	Caribe Sur	RN Punta Gorda	816734 / 1275122 – 32m

*= Localidad más septentrional para la especie (nuevo límite mundial).

da a los bosques húmedos de bajura del caribe. Su distribución se ha reducido fuertemente debido a la deforestación en el sureste del país, causado principalmente por la extracción de madera y el avance de la frontera agrícola. IUCN (2008) la clasifica de baja preocupación. A nivel nacional se considera amenazada debido a los pocos registros y a la acelerada disminución de los bosques en el Caribe (Medina-Fitoria *et al.*, 2018).

Sciurus deppei (Peters, 1863). Figura 8.

Ardilla matagalpina / Deppe's squirrel.

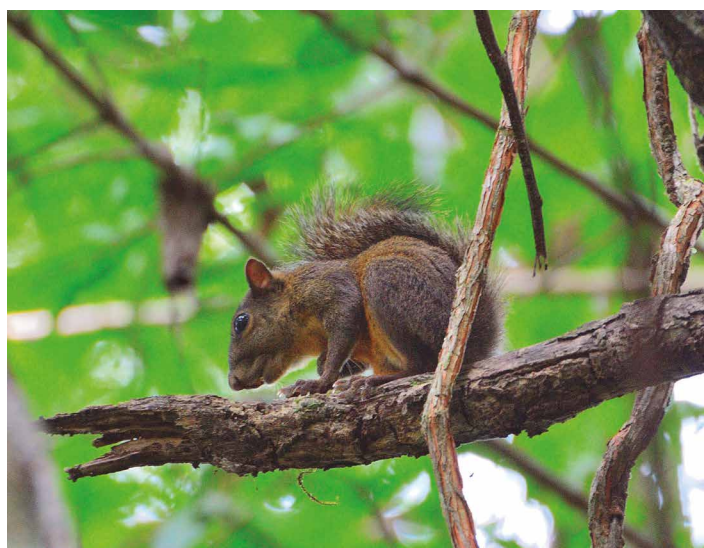


Figura 8. *Sciurus deppei*. Foto: José G. Martínez, Bartola Río San Juan.

Medidas. Lc-c 181-225, C 155-197, Lp 46-55, O 21-30; Peso 191-219 gr.

Descripción. Los individuos nicaragüenses son referidos a la subespecie *S. deppei matagalpae* (Allen, 1908). Pequeña; vista en su ambiente la cola aparenta ser del mismo tamaño que el cuerpo y cabeza. Pelos café oscuro con puntas blancas; pelaje marrón oliva oscuro o marrón rojizo, ventralmente claro, gris claro, café rojizo o amarillo pálido. Dos premolares superiores.

Especies similares: Puede ser simpátrica con *S. granatensis*, *S. richmondi* y *S. variegatoides* y se diferencia de éstas en presentar dos premolares superiores y no uno; *S. deppei* es más pequeña que *S. variegatoides* y con la cola más corta. Las especies *S. richmondi* y *S. granatensis* presentan la cola con las puntas del pelaje anaranjados; nunca con las puntas claras.

Historia Natural. Diurna y principalmente arbórea, desciende al suelo para buscar alimento o cruzar claros. Utiliza los niveles medios y superiores del bosque para descansar, usualmente con la cola sobre su espalda. Se refugia en cavidades de árboles o hace nidos de hojas en ramas a una altura de seis a 20 m (Coates-Estrada y Estrada, 1986). Son solitario y discreto, pero a veces se alimentan en grupos llamándose con trinos agudos. Su dieta incluye semillas y frutas, incluyendo *Manilkara*, *Brosimum* y *Poulsenia*; hongos, brotes y hojas (Coates-Estrada y Estrada, 1988, Emmons y Feer, 1999). Los jóvenes nacen al final de la estación seca (Reid, 2009).

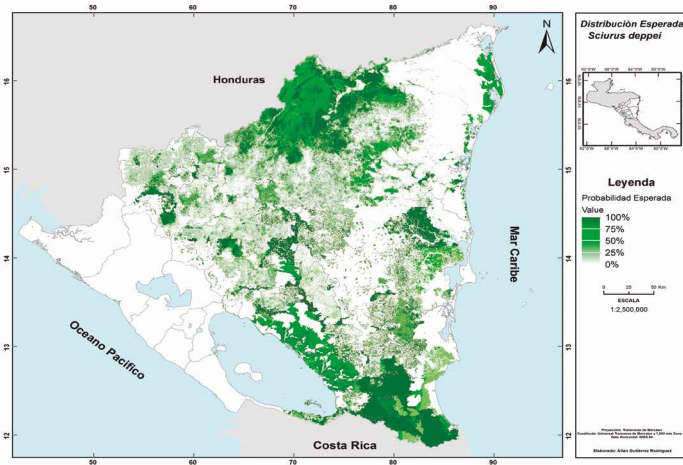


Figura 9. Mapa de distribución de *Sciurus deppei*.

Hábitat. Se encuentra en bosques siempre verde, favoreciéndole zonas húmedas y vegetación densa; así como bosques semidecíduos abiertos en elevaciones altas y plantaciones de café con sombra. Visita zonas agrícolas y puede ser plaga de maíz y otros cultivos, pero desaparece si el bosque adyacente es perturbado (Nelson, 1899).

Distribución general. Tamaulipas México, hacia el sur en ambas costas alcanzando Belice, Guatemala y El Salvador; y a lo largo de las montañas centrales de Honduras, Nicaragua hasta el norte de Costa Rica. Tierras bajas hasta 2.800 m (Thorington y Hoffmann, 2005).

Distribución en Nicaragua. Habita bosques de altura en el norte, bajando hacia la zona central

Cuadro 3. Nuevas localidades para la especie *Sciurus deppei* en Nicaragua.

Fecha	Departamento	Localidad	Coordenadas - Altitud
2001-Abr	Matagalpa	RN Cerro Musún	690531 / 1438067 - 748 m
2002-Mar	Caribe Sur	RN Cerro Wawashang*	841959 / 1412421 - 80 m
2005-Abr	Madríz	RN Cerro La Pataste	540877 / 1476410 - 1166 m
2005-Jul	Matagalpa	RN Cerro Arenal	609628 / 1442407 - 1340 m
2005-Jul	Matagalpa	RN Cerro Apante	617374 / 1426098 - 1400 m
2005-Jul	Estelí	RN Miraflores	580406 / 1464491 - 1385 m
2007-Dic	Boaco	RN Cumaica Cerro Alegre	636110 / 1393924 - 886 m
2009-Jul	Jinotega	RN Cerro Yalí	593459 / 1467986 - 1600 m
2009-Oct	Caribe Norte	Cerro Mistruk	758654 / 1533816 - 444 m
2011-Mar	Estelí	RN Miraflores	580912 / 1464635 - 1461 m
2011-Mar	Estelí	RN Cerro Quiabúk	560395 / 1447801 - 1339 m
2011-Mar	Estelí	RN Tisey-Estanzuela	569759 / 1435633 - 1292 m
2011-May	Matagalpa	RN Peñas Blancas	647206 / 1462744 - 798 m
2011-Oct	Río San Juan	Sábalos	783896 / 1238474 - 136 m
2013-Mar	Caribe Norte	RN Cola Blanca*	774188 / 1566117 - 225 m
2013-Jun	Caribe Norte	Francia Sirpi*	812320 / 1600473 - 70 m
2014-Abr	Caribe Sur	RN Punta Gorda*	816731 / 1276843 - 48 m
2014-Sep	Río San Juan	Refugio Bartola	791070 / 1214208 - 59 m
2015-Jul	Caribe Sur	Palpunta / Tumarín*	780366 / 1439757 - 69 m
2016-Mar	Jinotega	RSP El Jaguar	602515 / 1463351 - 1291 m
2016-Abr	Caribe Norte	RN Saslaya	712849 / 1517559 - 760 m
2017-Abr	Jinotega	RSP Santa Maura	623450 / 1456023 - 1200 m

*= Nuevas localidades en la vertiente caribe que amplían su área de distribución en el país.

y zonas bajas del caribe (Figura 9). Descrita para Nicaragua por Allen (1908) producto de individuos capturados en Matagalpa y Jinotega. Otros reportes incluyen Río Coco y Peñas Blancas (Allen, 1910; Hall, 1981). Entre 2001 y 2014 al menos 22 nuevas localidades son descritas, con nuevos límites de distribución en el Caribe (Cuadro 3).

Situación actual. Poco común a localmente común en el país. Utiliza una variedad de hábitats naturales, bosques de pino-roble, montanos de altura y húmedos de baja altura; tolera modificación del hábitat por lo que sus poblaciones se consideran estables, a pesar que su hábitat está fuertemente amenazado por la deforestación y el avance de la frontera agrícola, por lo que en un futuro podría verse en riesgo. A nivel internacional (IUCN, 2008) y a nivel nacional (Medina-Fitoria *et al.*, 2018) es clasificada de baja preocupación.

Sciurus granatensis (Humboldt, 1811). Figuras 10, 11.

Ardilla de cola roja / Red-tailed squirrel.

Medidas. Lc-c 188-256, C 142-220, Lp 50-58, O 23-29; Peso 212-538 gr.

Descripción. Individuos nicaragüenses estarían referidos a la subespecie *S. granatensis hoffmanni* (Peters, 1863), la subespecie del norte de Costa Rica (Hall, 1981). De tamaño mediana a grande. Con patrones intermedios de color; sin embargo, en Nicaragua presentan dorso café oscuro mezclado



Figura 10. *Sciurus granatensis*. Foto: Silvia Robleto, Bluefields Caribe sur.



Figura 11. *Sciurus granatensis*. Foto: Milton Salazar, Macizo de Peñas Blancas.

con escarchado naranja brillante, con una línea oscura en la espalda hasta la base de la cola; pelaje ventral café rojizo profundo o anaranjado brillante que contrasta con el dorso. Orejas largas que sobresalen notoriamente la cabeza. Cola larga y voluminosa, con la base oscura; rojo anaranjado brillante en la mayor parte de su extensión y con la punta negra. Patas rojas a naranja pálido. Especies similares. Puede ser simpátrica con *S. deppei*, *S. richmondi* y *S. variegatoides*. Sin embargo, *S. deppei* y *S. variegatoides*, presentan la cola con las puntas de los pelos blancos o con apariencia escarchada. La ardilla enana *Microsciurus* es más pequeña, con las orejas cortas (no sobrepasan la coronilla de la cabeza) y con mechones de pelos; *S. richmondi* presenta el cuerpo uniformemente más pequeño, fino, estilizado y de colores menos vivos; con poco contraste entre el dorso y el vientre; cola estrecha y menos peluda.

Historia Natural. Es diurna, arborícola y solitaria. Utiliza todos los niveles del bosque, incluyendo el suelo; se alimenta de hojas, hongos, corteza y frutos, principalmente de las palmas *Astrocaryum* y *Scheelea*. Acostumbra enterrar semillas o esconderlas en huecos de árboles para cuando la comida escasea. Se refugia en árboles huecos o vegetación densa. Las hembras son territoriales y defienden su espacio de otras hembras; no así los machos que son más tolerantes a compartir su espacio. En ocasiones pueden verse varias ardillas alimentándose de un mismo árbol. El rango de hogar de un individuo es de aproximadamente cuatro hectáreas.

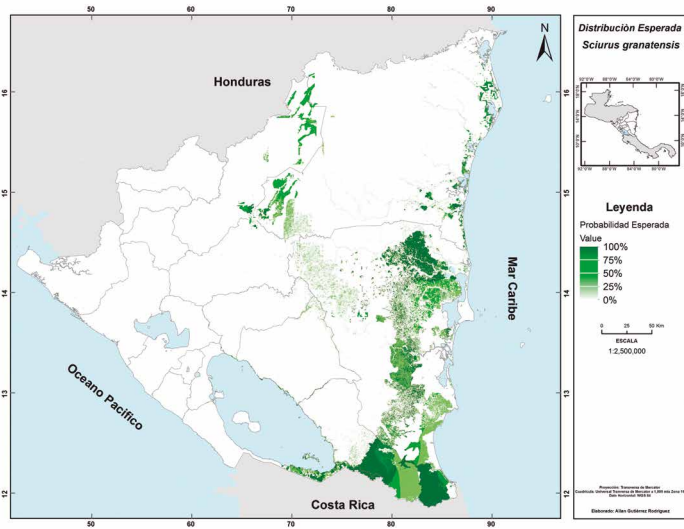


Figura 12. Mapa de distribución de *Sciurus granatensis*.

La actividad de apareamiento se acentúa durante la época seca, con camadas de una a tres crías, con dos a tres camadas por año y una gestación de 42-44 días; la lactancia continúa durante ocho a 10 semanas (Glanz *et al.*, 1982; Nitikman, 1985). Hábitat. Bosques siempreverdes y semidecuidos; más común en bosques húmedos, incluyendo crecimiento secundario y plantaciones, siendo plaga de cultivos de banano y cacao (Morales-Jiménez *et al.*, 2004).

Distribución general. Norte de Costa Rica, Panamá; Ecuador, Colombia y Venezuela; Trinidad y Tobago (Wilson y Reeder, 2005); sureste de Nicaragua (Medina-Fitoria y Saldaña, 2012). En Centroamérica por debajo de los 1000 m (Reid, 2009).

Distribución en Nicaragua. Se encuentra en el Caribe del país, en bosques húmedos del sureste de baja altitud, subiendo a bosques húmedos de altura hacia el norte (Figura 12). Reportada para Nicaragua por Medina-Fitoria y Saldaña (2012) producto de un individuo observado en 2005 en la Reserva Biológica Indio Maíz, departamento de Río San Juan (797280/1216259. 74 m). Este reporte amplió el límite de distribución mundial en 80 km desde la localidad más septentrional conocida, en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (Voss y Emmons, 1996). En 2016 un individuo fue fotografiado en el municipio de Bluefields (791259 / 1353548. 72 m) y en mayo 2018 otro fue registrado en el Macizo de Peñas Blancas al norte de Nicaragua (639409 /

1467370. 1123 m) lo cual marcaría un nuevo límite mundial para la especie a unos 320 km al norte de la Selva Costa Rica. Sin embargo, para esta especie no se cuenta en el país con un individuo depositado en algún museo.

Situación actual. Poco común en el país, pero debido a que utiliza una variedad de hábitats, inferimos en que sus poblaciones podrían no presentar mayor amenaza. Sin embargo, su hábitat natural está fuertemente alterado debido a la deforestación, por lo que en un futuro podría verse en riesgo. El hecho que esta especie se presente en el país en el límite de su distribución, podría presentar poblaciones pequeñas y aisladas de la población principal; por lo que requiere estudios tanto de taxonomía clásica morfológica y de distribución, como de citotaxonomía para evaluar su situación en el país. A nivel internacional (IUCN, 2008) y nacional (Medina-Fitoria *et al.*, 2018), está clasificada de baja preocupación.

Sciurus richmondi (Nelson, 1898). Figura 13.

Ardilla endémica nicaragüense / Richmond's squirrel.

Medidas. Lc-c 160-218, C 130-184, Lp 40-55, O 15-30; Peso 235-268 gr.

Descripción. De tamaño pequeña a mediana. Dorsalmente uniforme en color café oscuro a ocre, ventralmente más pálido. Anillo ocular amarillo opaco; orejas sobresalen sobre la corona y están esca-



Figura 13. *Sciurus richmondi*. Foto Yuri Aguirre, Humedales de Bluefields Caribe sur.

samente cubiertas con pelos oscuros. Cola estrecha y mayoritariamente oscura escarchada de naranja pálido (Jones Jr. y Genoways, 1971; Nelson, 1898).

Especies similares: La ardilla endémica presenta el cuerpo uniformemente más pequeño, fino, estilizado y de colores menos vivos que *S. granatensis*. Presenta la cola estrecha y no larga y voluminosa como *S. granatensis*. Las ardillas *S. deppei* y *S. variegatoides* presentan la cola con las puntas de los pelos blancos o con apariencia de un escarchado; y *Microsciurus* es más pequeña, con orejas cortas (no sobrepasan la cabeza) y con mechones prominentes de pelos.

Historia Natural. Pobremente conocida. Es diurna y solitaria. Forrajea en el suelo y en el sotobosque y, rara vez se ve en el dosel. Presenta una temporada de cría de febrero a septiembre con dos o tres crías por camada (Jones y Genoways, 1971, 1975). Hábitat. Habita el bosque maduro siempreverde de tierras bajas siguiendo los cursos de los bosques riparios y a veces en plantaciones perennes como los cacaotales (Ulmer, 1995).

Distribución general. Especie endémica de las zonas Central y Caribe nicaragüense (Jones Jr. y Genoways, 1971; Ulmer, 1995). Tierras bajas hasta aproximadamente los 400 m.

Distribución en Nicaragua. A lo largo de la costa Caribe y la zona central del país (Figura 14). Reportada históricamente para la zona central en los departamentos de Matagalpa, Boaco, Chontales y el Caribe sur, desde la cuenca baja del Río Grande de Matagalpa hasta el sur de Bluefields donde fue colectada por primera vez en 1892 en el Río Escondido; al menos 53 especímenes de 11 localidades

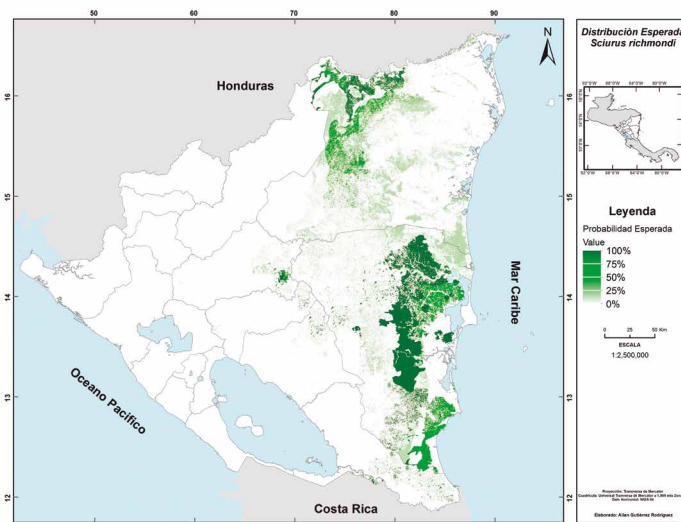


Figura 14. Mapa de distribución de *Sciurus richmondi*.

han sido registrados de esta zona y están resguardados en museos (Jones y Genoways, 1971). Un reporte de 1995 la ubica en el Caribe norte, municipio de Bonanza, ampliando el límite de distribución en 95 km hacia el norte, desde Matagalpa (Río Tuma) la localidad más septentrional previamente conocida (Ulmer, 1995).

Tres nuevos reportes son descritos para la especie en el presente siglo, todos del municipio de Bluefields, dos en la cuenca del Río Scofram (Bradford *et al.*, 2001; Medina-Fitoria, 2016) y uno en el río Pijibay (cuenca baja del Río Punta Gorda) al norte de la Reserva Indio Maíz, lo cual representa la localidad más austral conocida (Medina-Fitoria *et al.*, 2016). Al menos cuatro localidades más son descritas para la especie en el Caribe sur del país (Cuadro 4).

Cuadro 4. Nuevas localidades para la especie *Sciurus richmondi* en Nicaragua.

Fecha	Departamento	Localidad	Coordenadas - Altitud
2002-Mar	Caribe Sur	RN Cerro Wawashang	841959 / 1412421 - 80 m
2011-Jun	Caribe Sur	Río La Toboba	807725 / 1354533 - 30 m
2014-Abr*	Caribe Sur	Río Pijibay /Punta Gorda	185426 / 1265463 - 35 m
2016-Jul	Caribe Sur	Río Kukra River	186116 / 1317146 - 7 m
2016-Oct	Caribe Sur	Sn. Miguel Casa de Alto	777121 / 1438906 - 63 m

*= Medina-Fitoria *et al.*, 2016 (límite sur).

Situación actual. Se presenta en bajas densidades por lo que se considera rara a poco común. Es considerada la ardilla más amenazada en el país debido a su restringido rango de distribución (Zúñiga, 1999). Está fuertemente asociada a bosques húmedos maduros del caribe y la parte central del país, una zona sometida a alta deforestación principalmente al occidente de su distribución (Chontales), por lo que presuimos extinciones locales en esta zona. IUCN (2008) la clasifica casi amenazada y con tendencias poblacionales desconocidas, cercanamente a calificar como Vulnerable. A nivel nacional se considera en peligro de extinción debido a la notoria disminución de los bosques maduros en el sureste del país. Solo en la zona de Bluefields el avance de la frontera agrícola ha llegado a ocupar en el 2011 más de la mitad del municipio (Poveda y Valerio, 2012). Esto indica que la especie ha perdido la mayor parte de su área de distribución histórica y muy probable que la población haya sufrido una reducción considerable.

Sciurus variegatoides (Ogilby, 1839).

Ardilla del pacífico / Variegated squirrel.

Medidas. Lc-c 240-300, C 239-320, Lp 45-70, O 20-33; Peso 447-909 gr.

Descripción. De manera general tiene el pelo largo, suave y de color variable. Existen seis subespecies en el país las cuales varían en color. Cola generalmente con pelos claros (apariencia canosa) entremezclados con pelos oscuros, rojizos; a veces se presenta completamente negra; dos premolares superiores.

Especies similares: Puede ser simpátrica con *S. granatensis*, *S. richmondi* y *S. deppei*. Se diferencia de *S. richmondi* y de *S. granatensis* en que éstas presentan la cola con las puntas de los pelos anaranjados; nunca con las puntas claras como en la mayoría de formas de *S. variegatoides*. La ardilla *S. deppei* es más pequeña y con la cola corta.

Historia Natural. Diurna, arbórea; aunque ocasionalmente descienden al suelo. Son territoriales y su presencia es evidente por sus nidos de hojas en las cúspides de los árboles. Tienen dieta muy variada, compuesta por hongos y más de 25 especies vegetales (Gómez, 1983). Se considera plaga para muchos cultivos como banano (*Musa* sp.), papaya (*Carica papaya*), coco (*Cocos nucifera*), aguacate

(*Persea americana*), mango (*Manguifera indica*) y zanahoria (*Daucus carota*); así como especies forestales de las cuales consume hojas, brotes, frutos o semillas, entre ellas el pochote (*Bombacopsis quinata*), almendro (*Terminalia catappa*), malinche (*Delonyx regia*), palma real (*Attalea butyracea*), guácimo (*Guazuma ulmifolia*), jobo (*Spondias mombin*) y roble (*Quercus oleoides*) (Glanz, 1984; Hilje y Monge, 1988). Esta especie es un importante diseminador de semillas de especies como jiñocuabo (*Bursera simaruba*), siendo los frutos maduros de esta planta una importante fuente de alimento en la época seca. En Nicaragua, también la hemos visto depredando polluelos de aves (*Zenaida asiática*) en zonas urbanas. Los nacimientos en Nicaragua se dan a finales de la estación seca, entre mayo y junio, con camadas de cuatro a seis crías. Hábitat. Se encuentra en una gran variedad de hábitats desde conservados hasta alterados, incluyendo agroecosistemas; bosques siempreverdes hasta bosques secos, montanos y pino-roble (Musser, 1968).

Distribución general. Desde el sur de Chiapas (México) a través de Centroamérica hasta el centro de Panamá (Hall, 1981). Desde el nivel del mar hasta los 2,500 m (Best, 1995).

Distribución en Nicaragua. Es la ardilla más común, encontrándose en todo el país. Aunque se adapta fácilmente a una gran variedad de ambientes incluyendo hábitats alterados, sí se presenta una distribución restringida para las diferentes subespecies:



Figura 15. Vista dorsal de *Sciurus variegatoides adolphei* (MVZ 110304), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), University of California, Berkeley. Reserva Natural Volcán Cosigüina. Foto: Robert Timm.

Sciurus variegatoides adolphei (Lesson, 1842); (Figuras 15, 16). Subespecie endémica de Nicaragua. Restringida a la esquina noroeste del país, en el departamento de Chinandega (Figura 17). Localidades: Puerto el Realejo (Hall, 1981) y Reserva Natural Volcán Cosigüina (Genoways y Timm, 2005). Tierras bajas y medias; nivel del mar hasta 800 m.



Figura 16. Vista ventral de *Sciurus variegatoides adolphei* (MVZ 110304), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), University of California, Berkeley. Reserva Natural Volcán Cosigüina. Foto: Robert Timm.

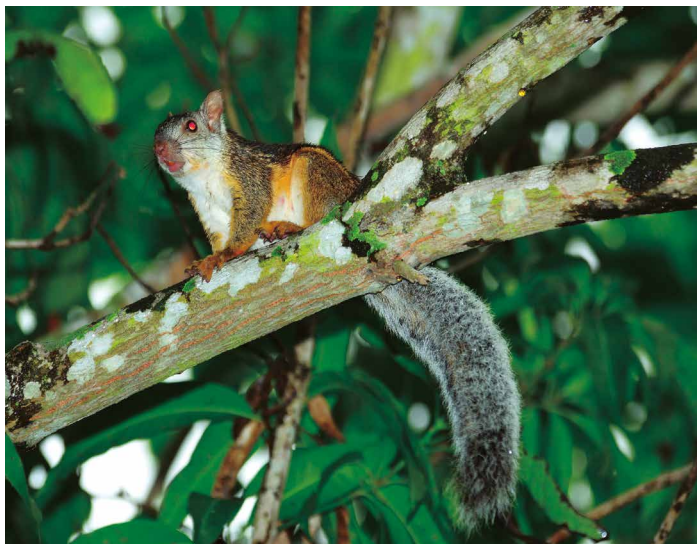


Figura 18. *Sciurus variegatoides underwoodi*. Foto: José G. Martínez. Reserva Silvestre Privada Hato Nuevo, Chinandega.

Sciurus variegatoides underwoodi (Goldman, 1932); (Figura 18). Se distribuye al este de El Salvador, suroeste de Honduras y el Noroeste de Nicaragua. En Nicaragua es conocida en los departamentos de Chinandega y Jinotega (Figura 19). Localidades conocidas, Reserva Natural Volcán San Cristóbal y el municipio de San Rafael del Norte (Hall, 1981); posiblemente más hacia el sur en la zona central. Tierras bajas hasta 1,200 m. usualmente cerca de 800 m.

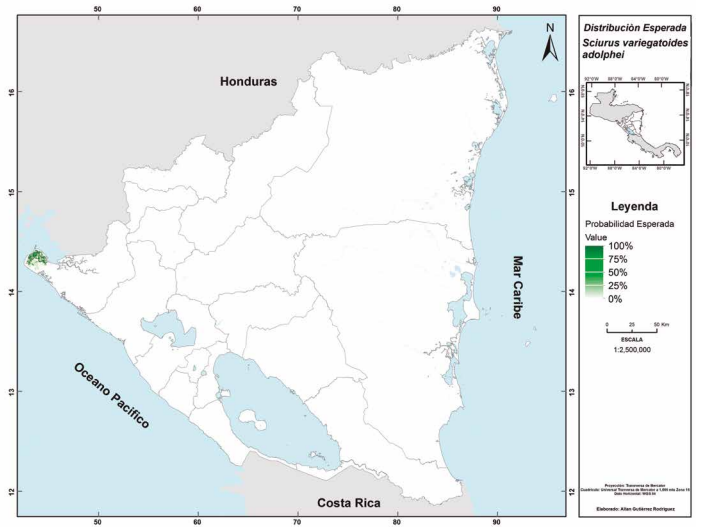


Figura 17. Mapa de distribución de *Sciurus variegatoides adolphei*.

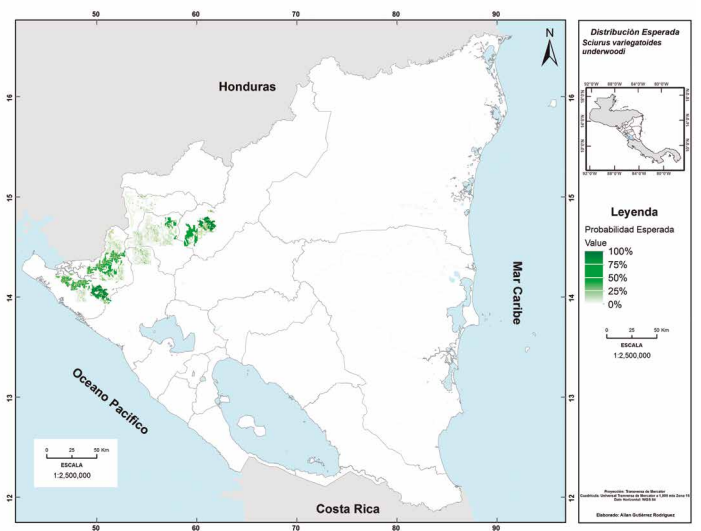


Figura 19. Mapa de distribución de *Sciurus variegatoides underwoodi*.



Figura 20. *Sciurus variegatoides boothiae*. Foto: Eric van der Berghe, Selva Negra Matagalpa.



Figura 22. *Sciurus variegatoides dorsalis*. Foto: José G. Martínez, Carazo.

Sciurus variegatoides boothiae (Gray, 1843); (Figura 20). Se distribuye del este de Guatemala a través de Honduras hasta el norte de Nicaragua. En Nicaragua se encuentra en las montañas del departamento de Nueva Segovia (Figura 21). Localidades conocidas, municipios de Jalapa y El Jicaró (Hall, 1981). Tierras medias y altas del norte del país, 500-2,000 m.

Sciurus variegatoides dorsalis (Gray, 1849); (Figura 22). Se encuentra en la vertiente del pacífico de

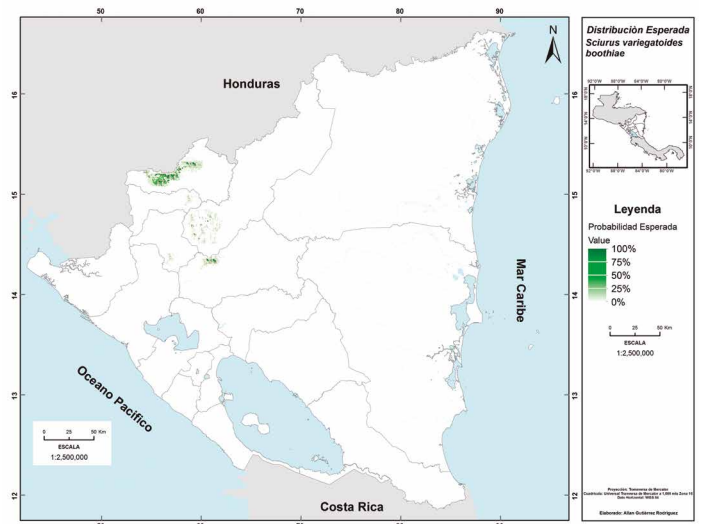


Figura 21. Mapa de distribución de *Sciurus variegatoides boothiae*.

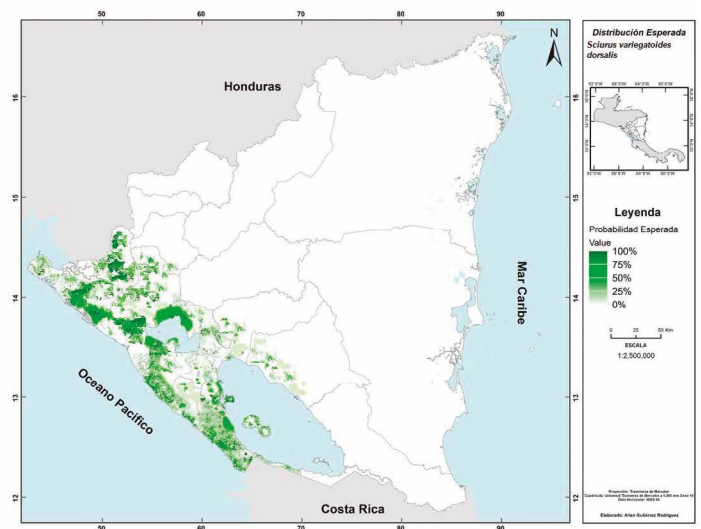


Figura 23. Mapa de distribución de *Sciurus variegatoides dorsalis*.

Nicaragua y noroeste de Costa Rica. En Nicaragua se encuentra a lo largo de toda la costa pacífica, desde Chinandega hasta Rivas; y las zonas secas del Norcentro en los departamentos de Estelí, Boaco y Chontales; abundante en el suroeste del país y alrededor de los lagos Xolotlán y Cocibolca (Figura 23). Desde el nivel del mar hasta los 1,000 m.

Sciurus variegatoides thomasi (Nelson, 1899); (Figura 24). Se distribuye del sureste de Nicaragua a través de Costa Rica hasta el oeste de Panamá



Figura 24. *Sciurus variegatoides thomasi*. Foto: José G. Martínez, Bartola Río San Juan.

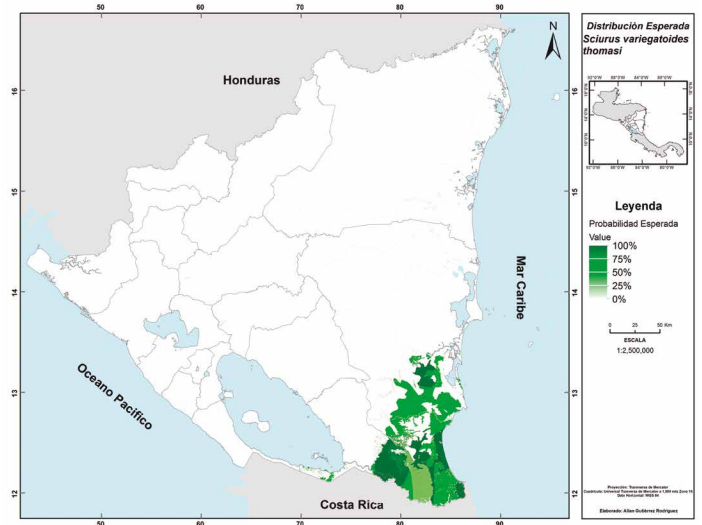


Figura 25. Mapa de distribución de *Sciurus variegatoides thomasi*.



Figura 26. *Sciurus variegatoides belti*. Foto: Arnulfo Medina, La cruz de Río Grande Caribe sur.

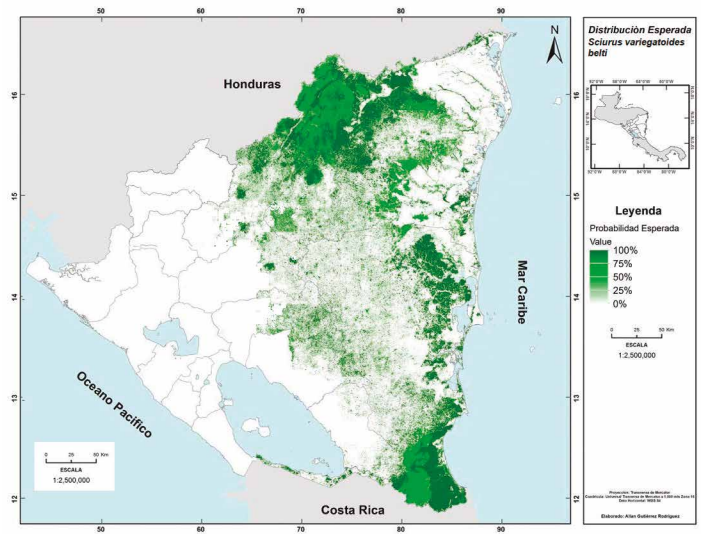


Figura 27. Mapa de distribución de *Sciurus variegatoides belti*.

(Hall, 1981). En Nicaragua se ha reportado únicamente en el sureste, en el departamento de Río San Juan, municipio de San Juan del Norte (Figura 25). Sin embargo, ésta podría encontrarse más al norte, posiblemente hasta los humedales de Bluefields, debido a que se confunde con facilidad con *S. variegatoides belti* (la cual se distribuye a través de toda la vertiente caribe). Esta subespecie parece ocupar áreas con mayor densidad de vegetación y mayor humedad que *belti*. Únicamente tierras bajas.

Sciurus variegatoides belti (Nelson, 1899); (Figura 26). Se distribuye desde el Caribe hondureño, a través de la costa caribeña nicaragüense hasta el noreste de Costa Rica (Hall, 1981); oeste de Panamá (Reid, 2009). En Nicaragua se encuentra a lo largo de toda la costa caribe, la región central (Chontales) hasta las laderas de las tierras altas del norte en Matagalpa y Jinotega (Figura 27). Tierras bajas hasta los 1,500 m.



Figura 28. Forma melánica de *S. variegatoides*, (Foto: Orlando Jarquín, Bartola Río San Juan).

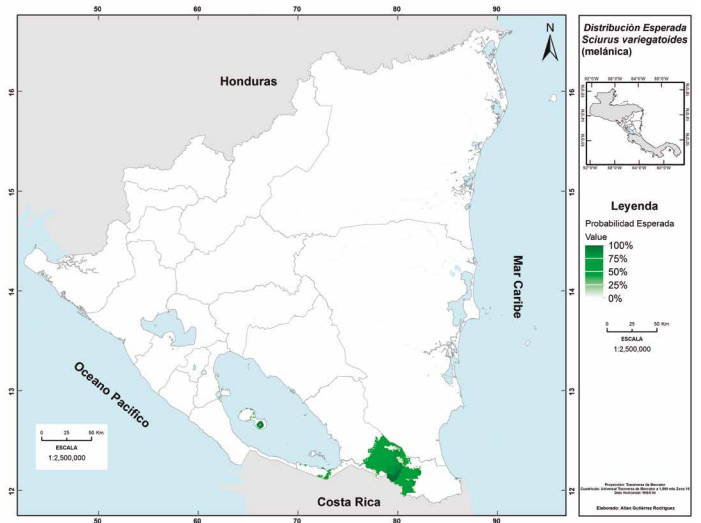


Figura 29. Mapa de distribución de la forma melánica de *Sciurus variegatoides*.

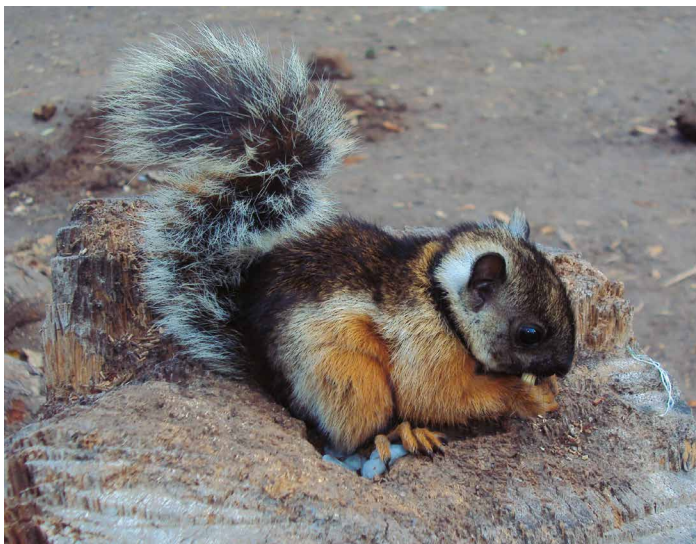


Figura 30. *Sciurus variegatoides*, Isla de Ometepe: posible intergradación no definida taxonómicamente. Foto: Arnulfo Medina.

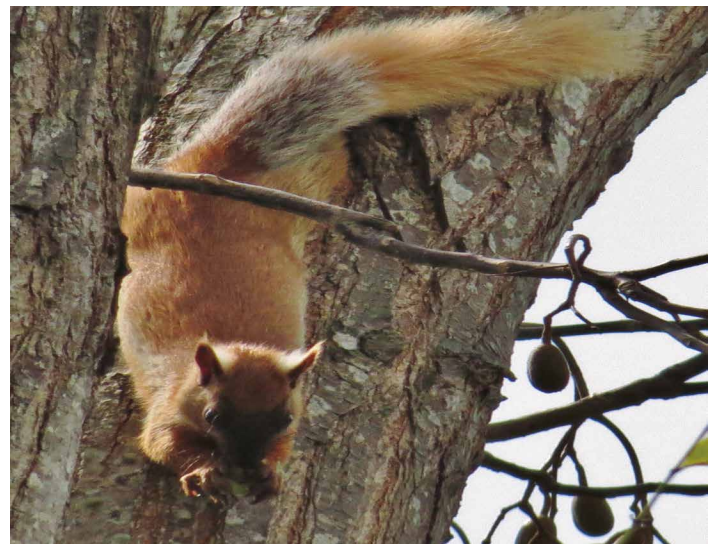


Figura 31. *Sciurus variegatoides*, Isla de Ometepe: posible intergradación no definida taxonómicamente. Foto: Eric van den Bergh).

Forma melánica de *Sciurus variegatoides*; (Figura 28). En Nicaragua se ha reportado para el sur del país en ambas costas (Figura 29). Dos localidades son confirmadas en el país, en la isla de Ometepe (662644 / 1264089.962 m) Pacífico sur (Rivas), donde ocupa los bosques húmedos y montanos del volcán Maderas por arriba de los 800 m. Una segunda localidad en el Refugio Bartola en Río San Juan (791070 / 1214208.59m). Tierras bajas hasta los 1,000 m.

Otras formas o intergradaciones no definidas taxonómicamente. Isla de Ometepe departamento de Rivas, Reserva Natural Volcán Maderas: a) Posible intergradación de alguna forma con línea dorsal (Figura 30). b) Posible intergradación de alguna forma sin banda dorsal (Figura 31). Otras formas no reconocidas: Norte del país Matagalpa, Reserva Natural Cerro Arenal, (Figura 32). Suroeste del país Rivas, Reserva Silvestre Privada El Abuelo, (Figura 33).



Figura 32. *Sciurus variegatoides*, norte del país, departamento de Matagalpa, Reserva Natural Cerro Arenal. Foto: Orlando Jarquín.



Figura 33. *Sciurus variegatoides*, suroeste del país Rivas, Reserva Silvestre Privada El Abuelo. Foto: Orlando Jarquín.

DISCUSIÓN

Debido al parentesco de las ardillas nicaragüenses, éstas son morfológicamente muy similares; sin embargo, la variación de patrones de coloración en algunas de ellas es sorprendente, debido a la gama de aspectos que muestra *S. variegatoides* en todo el país, con seis subespecies y una cantidad no determinada de intergradaciones. La isla de origen volcánico Ometepe (276 km²), que al parecer estuvo unida al continente es un caso muy interesante, ya que en ella se reconoce taxonómicamente a la subespecie *S. variegatoides dorsalis*, aunque se evidencia la coexistencia al menos de cuatro patrones de coloración muy diferentes entre sí, incluyendo una población totalmente melánica.

Estos hechos nos muestran una separación geográfica que ha establecido dos o más formas debido a condiciones naturales en la isla, como por ejemplo la diversidad de ambientes producto de la actividad volcánica y una marcada influencia lacustre. Estas consideraciones plantean la hipótesis de que formas diferentes pueden generarse en la isla unas de otras y que la adaptación al ambiente es una parte integral de este fenómeno de especiación.

Adaptaciones al ambiente parecen definir la distribución de las especies en Nicaragua, con barreras geográficas y ecológicas que podrían ser obstáculos de dispersión para algunas de ellas. Las montañosas del norte, las cuales constituyen un

escudo de tierras altas, representa no solo la terminación de la antigua masa continental Norteamericana, sino también la distribución de los bosques de coníferas y sus asociaciones, siendo ésta una barrera natural para fauna propia de estos ecosistemas, como la ardilla *G. volans*.

Este escudo se extiende por la región central del país y desciende en dos vías, una hacia el oeste para dar paso a la depresión del Pacífico dominada por los grandes lagos y la cadena volcánica y otra hacia el este que desciende en llanuras bajas, cálidas y húmedas hasta el litoral marino del Caribe. Marcados gradientes de precipitación y altitud determinan las principales formaciones ecosistémicas y vegetales de estas regiones y que son las principales causales de la distribución de las especies y subespecies. De esta manera tenemos en el país una especie que habita única y exclusivamente en las altas montañas del norte (*G. volans*), tres que son típicas de los bosque húmedos del Caribe (*S. richmondi*, *S. granatensis* y *M. alfar*); una especie (*S. deppei*) propia de zonas húmedas de ambos biomas (altas montañas y tierras bajas del Caribe) y una más que se distribuye por todo el país, *S. variegatoides*; aunque las subespecies son propias a un solo tipo de ecosistema.

CONSERVACIÓN

De las seis especies que existen en Nicaragua, tres se encuentran en alguna categoría de riesgo y una

de ellas es endémica (Medina-Fitoria *et al.*, 2018). Una característica común de éstas, es su asociación a ecosistemas particulares y requerimientos de hábitat específicos. Algunos de estos hábitat han merjado su cobertura en el país, a tal punto que algunas especies podrían estar presentando poblaciones fragmentadas, pequeñas y aisladas entre sí, lo cual las hace vulnerables a cualquier cambio de su ambiente, aunque este evento sea totalmente esporádico, como un huracán o un incendio forestal.

La especie *G. volans*, presenta una población aislada en las áreas montañosas de bosques de pino y pino-roble del norte del país y actualmente podría estar desapareciendo de varias localidades por la tala inmoderada de estos bosques. Casos similares son los de *S. richmondi* y *M. alfari* que se encuentran particularmente asociadas al bosque muy húmedo del sureste del país y sus poblaciones que son generalmente escasas (Anthony, 1920; Jones Jr. y Genoways, 1971), podrían ya haber disminuido debido a las tasas de deforestación.

Aunque los cambios en la composición y riqueza de las comunidades vegetales han afectado a algunas especies, también es cierto que la capacidad de adaptación de algunas de ellas, como *S. deppei* y *S. variegatoides*, les ha permitido superar o resistir las presiones que ocasionan los cambios de uso del suelo, incluso en áreas degradadas. No obstante, la magnitud de amenaza en estas especies es inminente si se considera la extinción local de poblaciones y/o subespecies, algunas de las cuales son muy específicas a determinados hábitat.

AMENAZAS

A partir de 1999 el 74% de las tierras en el país está bajo producción agropecuaria (MARENA, 1999), destacándose las pasturas para ganadería extensiva que ocupan el 46% del territorio nacional (CABAL, 2010). De manera que, con los agroecosistemas y pastos dominando Nicaragua e invadiendo rápidamente los últimos bosques, sumado a una población en rápido crecimiento, se debe de explorar cada vez más las opciones para el diseño y gestión de paisajes agrícolas, para cumplir los objetivos tanto productivos y de conservación (Harvey *et al.*, 2005); por lo que, conservar la fauna en el país dependerá no sólo de la protección de áreas protegidas, sino también en la gestión de los paisajes antropizados.

Nicaragua presenta una alta tasas de deforestación con 2.1% por año (75,000 ha) producto de las actividades de colonización espontánea, ganadería extensiva, el fuego y la agricultura migratoria (PNUD, 2000). Este fenómeno explica casi la totalidad de la pérdida de biodiversidad en Nicaragua y lo más grave de esta pérdida, es que se ha vuelto un fenómeno irreversible. Es decir, gran parte de la cobertura forestal que se pierde no se regenera, porque cada vez son menos los bosques con ese potencial. Se calcula que si la deforestación continúa al ritmo actual, gran parte de los últimos bosques del país estarán destruidos al alcanzar la mitad del siglo XXI, quedando únicamente remanentes en reservas y parques, si es que los mismos pueden ser protegidos adecuadamente.

A pesar de este panorama, los esfuerzos que se realizan para tratar de conservar los últimos bosques del país no se corresponden con la gravedad del problema, nuestro marco legal parece regular la exportación o la caza de ciertas especies pero no pareciera hacer nada sobre la destrucción de su hábitat, a pesar de que es ampliamente reconocido que es la causa principal de la desaparición de casi todas las especies que se encuentran en riesgo.

Por otro lado, existe un comercio ilegal y no cuantificado de ardillas en Nicaragua, el cual se realiza por medio de la captura de crías para venderlas como mascotas en mercados o a orillas de carreteras en poblados rurales. Al menos una especie, *S. variegatoides* está sujeta a este tipo de aprovechamiento sin ningún lineamiento de ley. La caza de individuos cobra también un mayor número de víctimas a medida que se aumentan las plantaciones como el cacao, cuyos propietarios realizan control de plaga a través del exterminio directo o con cebos envenenados.

Como consecuencia de esta problemática, consideramos que las especies de ardillas nicaragüenses, tanto las consideradas en riesgo como las relativamente comunes, han perdido parte de su área natural y la perspectiva de supervivencia es mínima si no se logran frenar y revertir los factores de deterioro; ya que en caso contrario, algunas especies comenzarán a extinguirse, comenzando a nivel local en el país, lo cual podría extenderse a nivel regional en el futuro y por último a nivel mundial.

Sabemos que aún existen poblaciones de ardillas que por falta de investigación no se han identificado taxonómicamente y tampoco se conoce el tamaño de sus comunidades, distribución exacta, interacción o comportamiento, por lo que urge la realización de estudios específicos tanto ecológicos como a nivel genético para determinar con mayor certeza estos aspectos. Censos poblacionales, que determinen la sobrevivencia de las crías y uso de hábitat para proteger especies en riesgo, manejo de factores limitantes, historia de vida, estudios sobre salud, zoonosis, nutrición y tráfico. Educación ambiental enmarcada en la conservación de las ardillas, su manejo como especie plaga y sus servicios ambientales.

Por otro lado, en Nicaragua la Ley N° 64723 que reforma la Ley de Medio Ambiente y Recursos Naturales incluye el concepto de “sistema de valoración y pago por servicios ambientales, como instrumento de gestión ambiental, con el fin de valorar y establecer un pago por servicios, así como generar financiamiento e incentivos para la promoción de la conservación, preservación y uso sostenible del ambiente y los recursos naturales”. Aunque se carece de la reglamentación de la misma, esta ley es el marco que regula la temática en el tema, por lo que consideramos que debería existir en el actual marco legal, incentivos directos e indirectos para la conservación, restauración y manejo del bosque, involucrando directamente a agricultores y ganaderos. Se desprende la necesidad de disponer de una política diferenciada para el tema y la extracción de leña en el pacífico del país.

AGRADECIMIENTOS

Agradece a todas aquellas personas e instituciones que han colaborado para hacer posible esta publicación. A David Villalobos Chaves de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica por sus valiosos comentarios. A las siguientes instituciones y personas por apoyar decididamente la investigación en el país, Ministerio del Ambiente MARENA, Universidad Centroamericana UCA–Nicaragua, Refugio Bartola en Río San Juan y su propietaria Sandra Castillo, Reserva Silvestre Privada El Jaguar, Centro de Entendimiento con la Naturaleza (CEN-Peñas Blancas) y a IITF del Servicio Forestal de los Estados Unidos y especialmente al Sr. Jerry Bauer. El material fotográfico de especímenes extranjeros fue posible gracias a Robert M. Timm del Department of Ecology & Evolutionary

Biology University of Kansas, Ned Gilmore Collection Manager Department of Vertebrate Zoology Academy of Natural Sciences of Drexel University y Robert C. Dowler por proveer los contactos. A todos ellos nuestra gratitud.

LITERATURA CITADA

- Allen, J.A. 1908. Mammals from Nicaragua. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 26:647-670.
- Allen, J.A. 1910. Additional Mammals from Nicaragua. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 28:87-115.
- Alston, E.R. 1882. Mammalia. Pp. 1-220, *en: Biología Centrali-Americana* (Godman, F. y O. Salvin, eds.) Taylor and Francis, London.
- Álvarez, T. y S.T. Alvarez-Castañeda. 2000. Clave para la identificación de órdenes, familias, géneros y especies de mamíferos de México. Pp 831-861, *en: Mamíferos del noroeste de México II*. (Alvarez-Castañeda, S.T. y J.L. Patton, eds.), Centro de Investigación Biológica del Noroeste, S.C.
- Anderson, R.P. y E. Martínez-Meyer. 2004. Modeling species geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biología de la Conservación*, 116:167-179.
- Anthony, H.E. 1920. New rodents and new bats from Neotropical regions. *Journal of Mammalogy*, 1:81-86.
- Best, T.I. 1995. *Sciurus variegatoides*. *Mammalian Species*, 500:1-6.
- Black, C.C. 1972. Holarctic evolution and dispersal of squirrels (Rodentia: Sciuridae). *Evolution Biology*, 6:305-322.
- Bradford, D., M. Castrillo, R. Guevara, D. Gutiérrez, Z. Ramos y J. Sing. 2001. Estado actual de la fauna silvestre de la cuenca del río Scofram, doce años después del huracán Juana. *Revista Wani*, 32:49-60.
- Briggs, J.C. 1967. Relationships of the tropical shelf regions. *International Conference Tropical Oceanography University Miami Institute Marine Science*, 5:569-576.

- Cahalane, V.H. 1961 *Mammals of North America*. The Macmillan Company, New York.
- CABAL. 2010. *Bosques, Deforestación y Monitoreo de Carbono: Una valoración del Potencial de REDD+ en Mesoamérica*. S.A. ed. Prisma.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 4:157-172.
- Coates, A.G. y J.A. Obando. 1996. The Geologic Evolution of the Central American Isthmus. Pp. 21-56, en: *Evolution and Environment in Tropical America*. (Jackson, J.B.C., A.F. Budd y A.G. Coates, eds.), University of Chicago Press, Illinois.
- Denevan, W.M. 1961. The upland pine forest of Nicaragua. *University California Publ. Geography*, 12:251-320.
- Emmons, L. y F. Feer. 1999. Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical, Una guía de campo. Primera ed. español. Editorial FAN., Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Emry, R.J. y R.W. Thorington, Jr. 1982. Descriptive and comparative osteology of the oldest fossil squirrel, *ProtoSciurus* (Rodentia: Sciuridae). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 47:1-35.
- Emry, R.J. y W. Korth. 2007. A new genus squirrel (Rodentia, Sciuridae) from the mid-cenozoic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27:693-698.
- Fabre, P.H., L. Hautier, D. Dimitrov, y E.J.P. Douzery. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 12:1-19.
- Frick, C. 1933. New remains in trilophodont-tetrabulodont mastodonts. *American Museum of Natural History Bulletin*, 59:505-652.
- Genoways, H.H y J.K Jones Jr. 1971. Second specimen of *Oryzomys dimidiatus*. *Journal of Mammalogy*, 52:833-834.
- Genoways, H.H y R.M Timm. 2004. The Xenarthrans of Nicaragua. *Mastozoología Neotropical*, 10:231-253.
- Genoways, H.H y R.M Timm. 2005. Mammals of the Cosigüina peninsula of Nicaragua. *Mastozoología Neotropical*, 12:153-179.
- Glanz, W.E. 1984. Food and habitat use by two sympatric *Sciurus* species in Central Panama. *Journal Mammal*, 65:342-347.
- Glanz, W.E., R.W. Thorington, Jr., J. Giacalone-Madden y L.R. Heaney. 1982. Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. Pp. 239-252, en: *The ecology of a tropical forest* (Leigh, Jr. E.G., A.S. Rand y D.M Windsor, eds.) Smithsonian Institution Press. Washington. D.C.
- Gómez, L.D. 1983. Variegated squirrels eat fungi, too. *Brenesia*, 21:458-459.
- Goodwin, G. 1936. A new flying squirrel from Honduras. *American Museum of Natural History*, 898:1-2.
- Goodwin, G. 1961. Flying squirrels (*Glaucomys volans*) of middle America. *American Museum of Natural History*, 2059:1-11.
- Gray, J.E. 1867. Synopsis of the species of American squirrels in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History, Including Zoology, Botany, and Geology Series*, 20:415-434.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central American. *Annual Review Entomology*, 32:95-114.
- Hall, E.R. 1981. *The Mammals of North America*. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, 2:601-1181.
- Hall, E.R. y K.R. Kelson. 1959. *The mammals of North America*. Ronald Press, New York, 1:1-546 + 79.
- Harris, W.P. Jr. 1937. Revision of *Sciurus variegatoides*, a species of Central American squirrel. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 38:1-39.
- Harvey, C.A., C. Villanueva, J. Villacís, M. Chacón, D. Muñoz, M. López, M. Ibrahim, R. Taylor, J.L. Martínez, A. Navas, J. Sáenz, D. Sánchez, A. Medina, S. Vílchez, B. Hernández, A. Pérez, F. Ruiz, F. López, I. Lang, S. Kunth, y F.L. Sin-

- clair. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes in Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 111:200-230.
- Hershkovitz, P. 1970. Supplementary notes on neotropical *Oryzomys dimidiatus* and *Oryzomys hammondi* (Cricetidae). *Journal Mammalogy*, 51:789-794.
- Hilje, L. y J. Monge, 1988. Lista preliminar y consideraciones generales acerca de los animales vertebrados plaga en Costa Rica. *Manejo Integrado de Plagas*, 10:39-52.
- Hoffmann, R.S., C.G. Anderson, R.W.J. Thorington, y L.R. Heaney. 1993. Family Sciuridae. Pp. 419-465, en: *Mammal species of the world*. (Wilson, D.E. y D.M. Reeder, eds.), Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Horne, G.S. 1994. A mid-Cretaceous ornithopod from central Honduras. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14:147-150.
- Horne, G.S., R.C. Finch y T.W. Donnelly. 1990. The Chortis block. Pp. 55-76, en: *The Caribbean Region. Geology of North America* (Dengo, G. y J.E. Case, eds.) H. Geological Society of America.
- Howell, T.R. y J.R. MacDonald. 1969. A pleistocene vertebrate fauna from Nicaragua. *Geological Society American, Special Papers*, 121:143-144.
- Incer, J. 1975. *Nueva Geografía de Nicaragua*. Ed. Recalde. Managua, Nicaragua.
- IUCN. 2008. *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*. <http://www.iucnredlist.org/>
- Janzen, D.H. 1976. The microclimate differences between a deciduous forest and adjacent riparian forest in Guanacaste Province, Costa Rica. *Brenesia*, 8:29-33.
- Jones, J.K. Jr., y H.H. Genoways. 1971. Notes on the biology of the Central American squirrel, *Sciurus richmondi*. *American Midland Naturalist*, 86:242-246.
- Jones, J.K. Jr., y H.H. Genoways. 1975. *Sciurus richmondi*. *Mammalian Species*, 53:1-2.
- Jones, J.K. Jr., y C.J. Phillips. 1969. Zoological explorations in Nicaragua, Central America. *Kansas University Museum Natural History. Annual*, 1968:12-17.
- Jones, J.K. Jr., J.D. Smith y R.W. Turner. 1971. Noteworthy records of bats from Nicaragua, with a checklist of the chiropteran fauna of the country. *Occasional Papers, Museum of Natural History, University of Kansas*, 2:1-35.
- Kirby, M.X. y B. MacFadden. 2005. Was southern Central America an archipelago or a peninsula in the middle Miocene? A test using land-mammal body size. *Paleogeography, Paleoclimate and Paleoecology*, 228:193-202.
- Koprowski, J. y L. Roth. 2008. *Sciurus richmondi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T20020A9134791.en>
- Loveridge, A. 1935. Canal zone pygmy squirrels. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 78:1-450.
- Manzano-Fischer, P. 1993. *Distribución geográfica y selección de hábitat de la ardilla voladora (Glaucomys volans) en México*. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- MARENA. 1999. *Biodiversidad en Nicaragua. Un estudio de país*. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales / PANIF. Hurtado de Mendoza, L. ed. Managua.
- MARENA. 2016. *Actualización del Sistema de Veda período 2016-2017*. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales. La Gaceta Diario Oficial, Resolución Ministerial N° 07.01.2016.
- Marineros, L. y F. Martínez. 1998. *Guía de campo de los mamíferos de Honduras*. INADES, Primera edición.
- Marshall, C.J. y J.K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal Biogeography*, 27:203-216.
- Martínez-Sánchez, J.C. 1990. *Biodiversidad en Nicaragua: Estado actual de conocimiento sobre la fauna vertebrada*. Depto. of Zoology Universidad de Washington.

- Martínez-Sánchez, J.C., S. Morales y E. Castañeda. 2000. *Lista patrón de los Mamíferos de Nicaragua*. Primera ed., Fundación Cocibolca.
- Martínez-Sánchez, J.C., J.M. Maes, E. van den Bergh, S. Morales y E. Castañeda. 2001. *Biodiversidad en Nicaragua*. 1ª ed. MARENA/PNUD N591-B615.
- McKenna, M.C. y S.K. Bell. 1997. *Classification of mammals: Above the species level*. New York, & Chichester, West Sussex: Columbia University Press.
- McPherson, A.B. 1985. A biogeographical analysis of factors influencing the distribution of Costa Rican rodents. *Brenesia*, 23:97-273.
- Medina-Fitoria, A. 2016. Diversidad mastozoológica de la cuenca del río Scofram en Bluefields, Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Biodiversidad*, 8:1-44.
- Medina-Fitoria, A. y O. Saldaña. 2012. *Lista Patrón de los Mamíferos de Nicaragua*. 1ª ed. Managua, FUNDAR N° 599 M491.
- Medina-Fitoria, A., W. Silva, C. Molina y J. Rodríguez. 2016. Diversidad de micromamíferos de la cuenca del río Punta Gorda, Bluefields-Nicaragua, RACCS. *Revista Nicaragüense de Biodiversidad*, 10:1-58.
- Medina-Fitoria, A., O Saldaña, Y. Aguirre, W. Silva, F. Díaz, S. Hernández, C. Jordan, C. Cappello, M. Salazar, M. Chávez, J.G. Martínez y A. Gutiérrez. 2018. Libro rojo de los mamíferos de Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Biodiversidad*, 30:1-85.
- Méndez, E. 1993. *Los roedores de Panamá*. Laboratorio Conmemorativo Gorgas, Panamá.
- Mercer, J.M. y V.L. Roth. 2003. The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science*, 299:1568-1572.
- Meyrat, A. 2001. *Estado de conservación de los ecosistemas de Nicaragua*. Estrategia Nacional de Biodiversidad, Primera ed. Impresiones Helios S.A. Managua.
- Miller, K., E. Chang y N. Johnson. 2001. *Defining the common ground for the Mesoamerican Biological Corridor*. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Morales-Jiménez, A.L., F. Sánchez, K. Poveda, A. Cadena. 2004. *Mamíferos Terrestres y Voladores de Colombia, Guía de campo*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Musser, G.G. 1968. A systematic study of the Mexican and guatemalan gray squirrel, *Sciurus aureogaster* F. Cuvier (Rodentia: Sciuridae). *Miscellaneous publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 137:1-112.
- Nelson, E.W. 1898. Description of new squirrels from Mexico and Central America. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 12:145-156.
- Nelson, E.W. 1899. Revision of the squirrels of Mexico and Central America. *Proceedings of the Washington Academy of Science*, 1:15-110.
- Nitikman, L.Z. 1985. *Sciurus granatensis*. *Mammalian Species*, 245:1-8.
- Oshida, T., R. Masuda y M.C. Yoshida. 1996. Phylogenetic relationships among Japanese species of the family Sciuridae (Mammalia, Rodentia), inferred from nucleotide sequences of mitochondrial 12S ribosomal RNA genes. *Zoological Science*, 13:615-620.
- Pelegrin, J.S., S. Gamboa, I. Menéndez y M. Hernández-Fernández. 2018. El gran intercambio biótico Americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales. *Ecosistemas*, 27:5-17.
- Peterson, S.D. y D.T. Stewart. 2006. Phylogeography and conservation genetics of the southern flying squirrel (*Glaucomys volans*) from Nova Scotia. *Journal of Mammalogy*, 87:153-160.
- Phillips, S.J., M. Dudik y R.E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. Pp. 655-662, en: *Proc. of the 21st International Conference on Machine Learning*. Banff, Canada.
- PNUD. 2000. *Cambios en la cobertura forestal Nicaragua*. Programa de Evaluación de los Recursos Forestales. FAO-CATIE. Documento de trabajo 34 Roma 2000.
- Poveda, C. y L. Valerio. 2012. Estudio Multi temporal del bosque de la Reserva de la Biosfera del Sureste. MARENA / FUNDAR. Informe Técnico, 1:1-57.

- Reid, F. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico*. Oxford University Press, New York, USA.
- Reid, F. 2009. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Segunda ed. Oxford University Press.
- Roth, V.L. 1996. Cranial integration in the Sciuridae. *American Zoologist*, 36:14-23.
- Simpson, G.G. 1965. *The geography of evolution*. Capricorn Books, New York.
- Steppan, S.J., B.L. Storz y R.S. Hoffmann. 2004. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the Evolution of arboreality from *C-MYC* and *RAG1*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30:703-719.
- Stevens, D, C. Ulloa, A. Pool y O. Montiel. 2001. Flora de Nicaragua. Vol. 85, Pp:11-557, en: *Introducción gimnospermas y angiospermas*. Tomos I Missouri Botanical Garden Press. St Louis, Missouri, USA.
- Stuart, L.C. 1957. Herpetofaunal dispersal routes through northern Central America. *Copeia*, 2:89-94.
- Taylor, B.W. 1963. An outline of the vegetation of Nicaragua. *Journal Ecology*, 51:27-54.
- Thorington, R.W. Jr. y R.S. Hoffman. 2005. Family Sciuridae. Pp. 754-818, en: *Mammal Species of the World a Taxonomic and Geographic Reference*. (Wilson, D.E. y D.M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ulmer, F. 1995. Northward extension of the range of richmond's squirrel, *Sciurus richmondi*. *The Southwestern Naturalist*, 40:416-418.
- Villalobos, F. 2013. Tree squirrels: A key to understand the historic biogeography of Mesoamerica? *Mammalian Biology*, 78:258-266.
- Villalobos, F. y F. Cervantes-Reza. 2007. Phylogenetic relationships of Mesoamerican species of the genus *Sciurus* (Rodentia: Sciuridae). *Zootaxa*, 1525:31-40.
- Villalobos, F. y G. Gutierrez-Espeleta. 2014. Mesoamerican tree squirrels evolution (Rodentia: Sciuridae): a molecular phylogenetic analysis. *Revista Biología Tropical*, 62:649-657.
- Villalobos-Chaves, D., J.D. Ramírez-Fernández, E. Chacón-Madrigal, W. Pinda-Lizano y B. Rodríguez-Herrera. 2016. *Clave para la identificación de los roedores de Costa Rica*. Primera ed. Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Voss, R.S. y L.H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 230:1-115.
- Vrba, E.S. 1992. Mammals as a key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy*, 72:1-28.
- Whitmore, F.C. y R.H. Stewart. 1965. Miocene mammals and Central American seaways. *Science*, 148:180-185.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder. 1993. *Mammalian species of the world: a taxonomic and geographical reference*. Second ed. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder. 2005. *Mammal species of the world. A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17:245-264.
- Zúñiga, R.T. 1999. Capítulo 7: Diversidad de Fauna. Pp. 224-255, en: *Un estudio de país*. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales / PANIF. (Hurtado de Mendoza, L. ed.) Managua.